

ZEITSCHRIFT FÜR MORPHOLOGIE UND ÖKOLOGIE DER TIERE

REDIGIERT VON

P. BUCHNER UND P. SCHULZE
LEIPZIG ROSTOCK

29. BAND, 2. HEFT
MIT 24 TEXTABBILDUNGEN (53 EINZELBILDERN)
(ABGESCHLOSSEN AM 17. DEZEMBER 1934)



BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1934

Z. Morph. u.
Ökol. Tiere

Preis RM 19.60

Die

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere

steht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der im Titel genannten Arbeitsrichtungen offen.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos, in einzeln berechneten Heften; mit 40 bis 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von RM. 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle RM. 60.— für eine Arbeit.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Arbeiten 40 Sonderdrucke unentgeltlich. Weitere 40 Exemplare werden, falls bei Rücksendung der 1. Korrektur bestellt, gegen eine angemessene Entschädigung geliefert. Darüber hinaus gewünschte Exemplare müssen zum gleichen Preise berechnet werden, den die Arbeit im Heft kostet, da die umfangreiche Versendung von Sonderdrucken den Absatz der Zeitschrift schädigt. Dissertationsexemplare werden von der Verlagsbuchhandlung grundsätzlich nicht geliefert.

Es ist dringend erwünscht, daß alle Manuskripte in deutlich lesbarer Schrift, am besten Schreibmaschinenschrift (mit mindestens 3 cm breitem freien Rand) eingeleistet werden. Die Manuskripte müssen wirklich druckfertig eingeleistet werden; bei der Korrektur sollen im allgemeinen nur Druckfehler verbessert und höchstens einzelne Worte verändert werden.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an
Professor Dr. P. Buchner, Leipzig, Zoologisches Institut der Univ., Talstr. 33
oder an

Professor Dr. P. Schulze, Rostock, Zoologisches Institut.

Die Herausgeber

Buchner Schulze

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 23/24

Fernsprecher: Sammel-Nr. B 1, Kurfürst 8111. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin.
Reichsbank-Giro-Konto und Deutsche Bank, Berlin, Dep.-Kasse C.

29. Band

Inhaltsverzeichnis.

2. Heft

Seite

EISENTRAUT, M., Der Winterschlaf der Fledermäuse mit besonderer Berücksichtigung der Wärmeregulation. Mit 8 Textabbildungen	231
WEBER, HERMANN, Die postembryonale Entwicklung der Aleurodinen (<i>Hemiptera-Homoptera</i>). Ein Beitrag zur Kenntnis der Metamorphosen der Insekten. Mit 14 Textabbildungen (43 Einzelbildern)	268
SKWARRA, ELISABETH, Ökologie der Lebensgemeinschaften mexikanischer Ameisenpflanzen. Mit 2 Textabbildungen	306
NOWIKOFF, M., Zur Frage der morphologischen Beziehungen zwischen Sehorganen und Drüsen	374

DER WINTERSCHLAF DER FLEDERMÄUSE MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER WÄRMEREGULATION.

Von
M. EISENTRAUT.

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 11. September 1934.)

Unter den zahlreichen Abhandlungen, die sich mit dem Problem des Winterschlafes beschäftigen, nehmen die Arbeiten an unseren heimischen Fledermäusen nur einen kleinen Raum ein, und in den wenigen werden meist nur mit dem Winterschlaf zusammenhängende Teilprobleme untersucht. So beschäftigte sich z. B. KOENINCK mit den Oxydationsvorgängen bei Winterschlaf haltenden Fledermäusen und mit ihrem Verhalten gegenüber Vergiftungen. MERZBACHER berichtet in mehreren Arbeiten über die Funktion und das Verhalten des Zentralnervensystems und über die Nervendegeneration während des Winterschlafes. HARI untersuchte die chemische Wärmeregulation und den respiratorischen Gaswechsel, während PEMBREY und WHITE ganz kurz auch auf die allgemeinen Erscheinungen (Atmung, Herztätigkeit, Abhängigkeit der Körpertemperatur und anderes), während des Winterschlafes eingehen. ADLER benutzte in Anlehnung an die Untersuchungen von PEISER außer dem Igel auch die Fledermäuse als Objekt, um die Beziehung zwischen Schilddrüse und Winterschlaf näher zu erforschen.

Als ich mir in der Reihe meiner Untersuchungen über die heimischen Winterschläfer im Herbst 1931 die Fledermäuse vornahm, zeigte es sich sehr bald, daß diese Vertreter gegenüber den übrigen, bisher untersuchten Winterschläfern recht beachtliche Unterschiede aufweisen, so daß es angebracht erscheint, den Winterschlaf der Fledermäuse etwas eingehender zu behandeln. Es sollen hierbei die allgemeinen Winterschlaferscheinungen im Vordergrund stehen und die speziellen physiologischen Fragen, wie z. B. die Untersuchung des Gasstoffwechsels, unberücksichtigt bleiben. In Anbetracht der wichtigen Rolle, die die Wärmeregulation im Zusammenhang mit dem Winterschlaf spielt, erscheint es angebracht, dieser besondere Beachtung zu schenken und hier auch alle Beobachtungen außerhalb des Winterschlafes zu erwähnen.

Bei der Fülle von Einzeluntersuchungen, die in den Jahren 1931 bis 1934 gemacht wurden, muß ich auf die Wiedergabe der Versuchsprotokolle verzichten. Ich beschränke mich daher auf eine mehr zusammenfassende Darstellung. Da die untersuchten Arten weitgehende Übereinstimmungen zeigten, sollen artliche Besonderheiten, soweit solche wirklich deutlich hervortreten, an den entsprechenden Stellen Berücksichtigung finden.

I. Material und Methode.

Für die Untersuchungen konnten 14 heimische Fledermausarten, meist in größerer Individuenzahl, herangezogen werden. Zum größten

Teil stammten sie aus der Umgebung von Berlin, nämlich *Plecotus auritus* L., *Barbastella barbastellus* SCHREBER, *Eptesicus serotinus* SCHREBER, *Pipistrellus pipistrellus* SCHREBER, *Myotis myotis* BORKH., *Myotis bechsteinii* LEISLER, *Myotis nattereri* KUHL, *Myotis mystacinus* LEISLER, *Myotis dasycneme* BOIE und *Myotis daubentonii* LEISLER. Ferner bekam ich durch Herrn Dr. HERZOG aus der Umgebung von Gießen *Rhinolophus hipposideros* BECHST., von Herrn Dr. MEISE aus Dresden *Nyctalus noctula* SCHREBER, von Herrn Dr. RÜPPELL aus Ostpreußen *Eptesicus nilssonii* KEYS. und BLAS. und von ebendort durch Herrn SGONINA *Pipistrellus nathusii* KEYS. und BLAS. Den genannten Herren sei auch an dieser Stelle für ihre Bemühungen herzlich gedankt. Die Tiere, von denen sich die meisten Arten in Gefangenschaft ausgezeichnet hielten (vgl. 8), wurden in Drahtgazekäfigen untergebracht und ausschließlich mit Mehlwürmern gefüttert. Je nach der Versuchsanordnung wurden die Käfige im geheizten Zimmer, im ungeheizten Kellerraum, in einem freistehenden, der Außentemperatur stark ausgesetzten Schuppen und im geheizten Kesselhaus aufgestellt. Auf diese Weise war es möglich, ganz verschieden hohe Temperaturen auf die Tiere einwirken zu lassen. Soweit möglich, wurden die an gefangenen Tieren gemachten Beobachtungen durch solche an freilebenden Fledermäusen ergänzt.

Zum Messen der Körpertemperatur wurde ein sogenanntes Mäuse-thermometer benutzt (Gradeinteilung 18—42°) und ferner ein rasch reagierendes Spezialthermometer (Gradeinteilung — 4 bis + 45°). Gemessen wurde durch festes Andrücken des Thermometers in die Nacken-grube. Rektalmessungen wurden vermieden, da ja bekanntlich während des Winterschlafes, besonders aber während des Aufwachens aus der Schlaflethargie eine nicht unerhebliche Differenz zwischen der Temperatur des Vorder- und Hinterkörpers bestehen kann. Die gefundenen Werte entsprechen nahezu der absoluten Bluttemperatur, wie gelegentlich vorgenommene Stichproben ergaben (vgl. Tabelle 1).

Tabelle 1. Vergleich der äußeren Körpertemperatur und der Bluttemperatur.

Spezies	Umgebungs-temperatur	Äußere Körper-temperatur	Blut-temperatur	Differenz zwischen äußerer und innerer Körpertemperatur
<i>Barbastella barbastellus</i>	— 2,5	— 0,7	+ 0,2	0,9
<i>Plecotus auritus</i>	— 0,5	— 0,2	— 0,2	0,0
„	— 2,5	— 0,2	0	0,2
<i>Myotis daubentonii</i>	21,0	21,0	21,3	0,3
<i>Myotis myotis</i>	+ 3,2	+ 4	+ 4	0,0
„	— 2,5	— 2	— 1,6	0,4
„	— 3,8	— 2,2	— 1,9	0,3
„	20	20,6	20,8	0,2
<i>Pipistrellus nathusii</i>	20,4	35,6	35,6	0,0

Die in Tabelle 1 zusammengestellten Messungen für die Bluttemperatur wurden dadurch erhalten, daß die Tiere durch einen Bruststich getötet wurden, worauf unmittelbar danach in die Öffnung ein Thermometer eingeführt wurde. Es zeigte sich, daß die Differenz zwischen äußerer und innerer Körpertemperatur, soweit eine solche überhaupt vorhanden war, nur Bruchteile eines Grades beträgt. Die merkwürdige Erscheinung eines nach dem Bruststich erfolgenden langsamen Steigens der Körpertemperatur ist auf S. 253 behandelt.

II. Die Wärmeregulation außerhalb des Winterschlafes.

1. *Niedere und höhere Warmblüter.*

Die auffälligste, allen Winterschläfern gemeinsame Eigenschaft ist das Sinken der Körperwärme mit dem Eintritt des Winterschlafzustandes, also die Ausschaltung der Wärmeregulation: Der Körper kühlt sich ab und seine Temperatur gleicht sich dem Stand der Umgebungstemperatur an. Diese Besonderheit gegenüber anderen Warmblütern geht aber bekanntlich noch weiter, denn auch außerhalb des lethargischen Zustandes ist die Körperwärme der Winterschläfer — zum Teil fehlen noch genauere Messungen — stärkeren Schwankungen unterworfen (vgl. FERDMANN und FEINSCHMIDT), ähnlich wie es für die niederen Säugetiere bekanntgeworden ist. Man hat daher all die Säuger, die eine solch unvollkommene Wärmeregulation besitzen, als heterotherm bezeichnet, und sie neben die Homoiothermen und Poikilothermen gestellt.

Diese Dreiteilung erscheint mir aber, wie ich an anderer Stelle bereits zu begründen versuchte (9), kaum die wirklichen Grenzen zu markieren, vielmehr möchte ich auch hier eine Trennung in *niedere und höhere Warmblüter* vorschlagen, die geschlossen den Kaltblütern gegenüberstehen. Die bis dahin als heterotherm bezeichneten Tiere würden demnach mit ihrer relativ gering entwickelten Wärmeregulation die niederen Warmblüter darstellen. Maßgebend für die Unterscheidung ist rein äußerlich die Konstanz der Körpertemperatur, die bei den höheren Warmblütern, z. B. bei Carnivoren, eine nahezu vollkommene ist, während bei den niederen Warmblütern eine mehr oder weniger weitgehende Schwankung der Eigenwärme, vor allem in Abhängigkeit von Ruhe- und Aktivzeit, teilweise auch von der Umgebungstemperatur vorhanden ist. Naturgemäß ist es schwer, eine scharfe Grenze zwischen beiden Gruppen zu ziehen, da es wohl alle Übergänge von Säugern mit guter und mit gering entwickelter Wärmeregulation gibt.

2. *Tagesschlaflathargie der Fledermäuse.*

Die bei den Fledermäusen vorgenommenen Messungen ergaben, daß diese Tiere nicht nur, wie von Winterschläfern zu erwarten, niedere Warmblüter sind, sondern hier eine Extremstellung einnehmen. Eine

gewisse Differenz zwischen der Körpertemperatur während Aktivzeit und Ruhezeit ist zwar wohl bei allen Warmblütern, auch bei den höheren, vorhanden — beim Menschen beträgt sie etwa 1° —, bei den *untersuchten Fledermäusen* aber sank die *Eigenwärme*, jedesmal wenn sie sich zum normalen Tagesschlaf angehängt hatten, ab, und zwar ganz gleich, ob im Sommer oder Winter, und paßte sich mehr oder weniger genau der Umgebungstemperatur an. Die Tiere verhielten sich dann also wie Kaltblüter. Erst vor dem Erwachen aus dem Schlaf, das normalerweise jeden Abend erfolgt, erwärmt sich der Körper von innen heraus, bis er die einem Warmblüter zukommende Höhe der Wachttemperatur erreicht.

Naturgemäß ist das starke Absinken der Körperwärme von einem lethargischen Zustand des Tieres begleitet, der der Winterschlaflethargie entspricht. Dieser Zustand der Fledermäuse sei hier als *Tagesschlaflethargie* im Gegensatz zur *Winterschlaflethargie* bezeichnet.

Die kurzen Angaben in der Literatur, in denen bereits auf diese Besonderheit der Fledermäuse, zum Teil allerdings nur andeutungsweise, hingewiesen wird, sind bisher kaum näher bekanntgeworden. MERZBACHER sagt in Anlehnung an die Untersuchungen von HALL: „Nach M. HALL sank die Temperatur von *Vesp. noctula* während des gewöhnlichen Tagesschlafes sehr bedeutend, so daß dieselbe nur wenige Grade mehr betrug als die Temperatur der Umgebung. Ganz die nämliche Beobachtung konnte auch ich anstellen, und ich zweifle überhaupt, ob nicht die Fledermaus während der Tageszeit im Sommer in einen winterschlafähnlichen Zustand sich befinde — nur mit dem Unterschiede, daß sie viel leichter aus demselben zu erwecken ist.“ (S. 220.) Aus der Tatsache, daß Fledermäuse im Sommer bei schlechter Witterung in ihren Verstecken bleiben und keine Nahrung aufnehmen, glaubt KOENINCK (S. 412), einen „sommerlichen Winterschlaf“ annehmen zu dürfen. In diesem Fall würde also der in der Literatur bisweilen erwähnte „sommerliche Winterschlaf“ oder „Sommerschlaf“ der Fledermäuse der Tagesschlaflethargie entsprechen. Auch HOWELL, der diesen lethargischen Zustand kurz beschreibt, ohne aber näher auf die Beziehungen zur Umgebungstemperatur einzugehen, brachte ihn in engere Verbindung mit dem Winterschlaf und nannte ihn „voluntary hibernation“. MATTHIS beobachtete ein Sinken der Körpertemperatur und langsames Erwachen, führt dies aber lediglich auf oberflächliche Abkühlung und geringere Durchblutung der Haut zurück.

3. Spezielle Beobachtungen.

Meine eigenen Beobachtungen über die merkwürdige Tagesschlaflethargie wurden zunächst während des Winters im Anschluß an die Winterschlafversuche gemacht. Nach meinen Erfahrungen an anderen Winterschläfern (4, 5) ist eine bestimmte niedrige Umgebungstemperatur notwendig, um den Winterschlaf eintreten zu lassen. Beim Hamster z. B. liegt die kritische Temperaturstufe, oberhalb der kein Winter-

schlaf in der Regel eintritt, bei etwa $9-10^{\circ}$, bei der Haselmaus schon bei etwa 16° . Beim Igel treten nach HERTER bei etwa 17° Winterschlaferscheinungen ein. Bei den untersuchten Fledermäusen dagegen fiel schon bei Zimmertemperatur, also in relativ warmer Umgebung, stets während des Tagesschlafes die Körpertemperatur ab und entsprach in den meisten Fällen annähernd der Umgebungstemperatur¹.

In Abb. 1 sind eine Reihe von solchen Messungen zusammengestellt. Die betreffenden Tiere befanden sich jedesmal im Tagesschlaf. In den meisten Fällen ist die Temperatur des Körpers nur um ein geringes

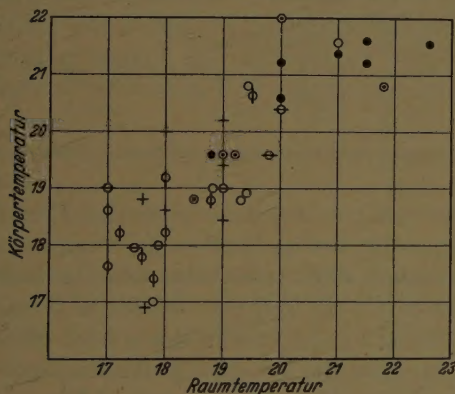


Abb. 1. Vergleich der Körpertemperatur und Raumtemperatur bei verschiedenen in Tagesschlaflethargie befindlichen Fledermausarten. ○ *Plec. auritus*, ● *P. pipistrellus*, ♀ *M. daubentonii*, ♂ *M. mystacinus*, + *M. nattereri*, ⊙ *M. dasycneme*.

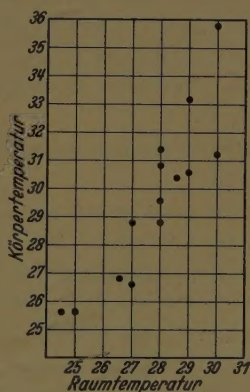


Abb. 2. Verhalten der Körpertemperatur von einer *M. myotis* in sehr hoher Raumtemperatur (Kesselhaus).

höher als die der Umgebung. Da, wo dieser Unterschied ein wesentlicher ist, kann man annehmen, daß der Schlaf nur leicht, das Tier bereits schon beim Aufwachen war. Einige Male war die Körpertemperatur tiefer als die der Umgebung; dies erklärt sich aber leicht daraus, daß letztere gerade im Ansteigen begriffen war und jene etwas langsamer nachfolgte. Wurden die Tiere nicht durch Temperaturmessung gestört, so wachten sie regelmäßig gegen Abend, seltener infolge des Gefangenschaftseinflusses, auch schon während des Tages von allein auf.

Da immerhin die Möglichkeit bestand, daß es sich hier doch noch um wirklichen, und zwar beginnenden Winterschlaf handeln könnte,

¹ Es muß hierbei berücksichtigt werden, daß es sehr schwer ist, die unmittelbare Umgebungstemperatur der Fledermäuse, von der ja die Körpertemperatur abhängen würde, zu messen. Sie dürfte normalerweise stets noch etwas höher sein als die gewöhnlich von mir bestimmte Temperatur des Raumes, in dem die Käfige sich befanden. Es kann daher in den meisten Fällen wohl angenommen werden, daß die Körpertemperatur auf den Stand der unmittelbaren Umgebungstemperatur absinkt.

wurden einige Tiere in einen stark erhitzten Raum (Kesselhaus) gebracht, in dem die Temperatur weit höher lag und zwischen 25—30° schwankte. Bei der Kontrolle zeigte sich aber auch jetzt (vgl. Abb. 2) noch ein weitgehendes Absinken der Körpertemperatur; zum Teil bis auf den Stand der Umgebungstemperatur. *Allerdings konnte festgestellt werden, daß die Tiere, je höher die Hitze im Raum anstieg, um so weniger zu einer Temperaturerniedrigung neigten. Die Grenze lag ungefähr bei 28°.* Hierauf soll noch weiter unten (S. 241) ausführlicher eingegangen werden.

Eine Bestätigung fanden die in den Wintermonaten gewonnenen Beobachtungen durch Messungen in der wärmeren Jahreszeit, und zwar sowohl an gefangenen wie an freilebenden Tieren. Da jedoch nur relativ selten Gelegenheit war, im Sommer Fledermäuse im Freien in ihren Schlafquartieren zu finden, habe ich nur wenige Beobachtungen sammeln können.

Hier zunächst einige Beobachtungen im Freien und an frisch gefangenen Tieren.

Am 12. 5. wurde gegen 12³⁰ Uhr hinter einem Fensterladen eine *Plecotus auritus* gefunden. Die Außentemperatur betrug 12,5° — die Temperatur hinter dem Laden wurde nicht gemessen, dürfte aber etwas höher gewesen sein — und die Körpertemperatur 16,4°; das Tier war unfähig zu fliegen.

Am 21. 6., 9³⁰ Uhr, befand sich am gleichen Fundort wieder hinter einem Fensterladen eine *Plecotus auritus*, die bei einer Außentemperatur von 16,4° eine Körpertemperatur von 18,4° hatte; nach 5 Min. war diese auf 22,4° gestiegen. Am Nachmittag gegen 17 Uhr saß das Tier noch am gleichen Ort und hatte eine Körpertemperatur von 19,8°, die Außentemperatur war etwas höher als am Vormittag.

Am 3. 8. wurde an gleicher Stelle eine *Myotis daubentonii* beobachtet, die eine Körpertemperatur von 27,6° bei einer Außentemperatur von 22,4° hatte. Eine andere am 3. 8. gefangene *Myotis daubentonii* hatte am 5. 8. früh bei einer Zimmertemperatur von 19,4° eine genau gleichhohe Körpertemperatur.

Eine ebenfalls am 3. 8. gefangene *Myotis mystacinus* wurde bis zum 9. 8. in Gefangenschaft gehalten und hatte am Morgen dieses Tages bei einer Zimmertemperatur von 19,6° eine Körpertemperatur von 20°.

Bei einer am 9. 8. zugeflogenen *Pipistrellus pipistrellus* betrug am nächsten Morgen bei einer Zimmertemperatur von 21° die Körpertemperatur ebenfalls genau 21°.

Von 12, am 18. 8. gegen Mittag, und von 40, 2 Tage später zur gleichen Zeit in einem Zimmer, in das die Tiere nachts geflogen waren, gefundenen *Pipistrellus pipistrellus*, waren die meisten starr und konnten von ihren Flügeln erst nach längerer Zeit Gebrauch machen. Vorgenommene Stichproben ergaben eine ziemlich genaue Übereinstimmung von Raumtemperatur und Körpertemperatur.

Ein Gleiches zeigten mehrere Exemplare von *Eptesicus serotinus*, die am 29. 7. auf einem Hausboden gefangen wurden.

2 am 2. 7. gefangene *Plecotus auritus* hatten am nächsten Morgen bei 19,4° Umgebungstemperatur Körpertemperaturen von 19,8 und 20°.

Zu diesen Beobachtungen, die teils an Fledermäusen direkt aus der Freiheit oder doch an solchen, die frisch gefangen waren, vorgenommen wurden, kommen noch zahlreiche weitere Messungen an Tieren, die bereits längere Zeit in Gefangenschaft gehalten waren (vgl. Tabelle 2).

Tabelle 2.

Verhalten der Körpertemperatur außerhalb der Winterschlafzeit.
(Tagesschlaflethargie bei Zimmertemperatur.)

Spezies	Datum	Tageszeit	Raumtemperatur	Körpertemperatur in Grad	Bemerkungen
<i>Plecotus auritus</i>	21. 5.	8 ³⁰	21,8	a = 22,4 b = 22,2 c = 25,0 d = 23,8	
<i>Eptesicus serotinus</i>	3. 5.	8 ³⁰	18,0	19,0	
	21. 5.	8 ³⁰	21,8	22,2	9 ¹⁰ Körpertemperatur 24°
	14. 6.	8 ²⁰	19,8	19,7	Nach 40 Min. wach
	16. 8.	8 ¹⁵	21,5	21,5	Nach 15 Min. Körpertemperatur 37,6°
	21. 8.	8 ¹⁰	20,4	21,0	Nach 11 Min. Körpertemperatur 36,6°
<i>Myotis myotis</i>	21. 5.	9 ¹⁵	21,8	a = 22,2 b = 22,0	
	20. 6.	8 ⁰⁰	18,8	a = 18,8 b = 19,0	Nach 16 Min. beide wach
<i>Myotis nattereri</i>	3. 5.	9 ⁰⁰	18	19,8	
	21. 5.	8 ²⁰	21,8	21,2	Gegen 9 Uhr wach
<i>Myotis mystacinus</i>	3. 5.	9 ⁰⁰	18	a = 18,4 b = 24,2	Sitzt geschützt unter Brett. Hängt frei an der Decke
	21. 5.	8 ²⁵	21,8	24,0	9 ⁰⁵ Körpertemperatur 29,4°
<i>Myotis daubentonii</i>	3. 5.	9 ⁰⁰	18	18,6	
	21. 5.	8 ²⁰	21,8	a = 26,8 b = 21,6	9 ⁰⁰ Körpertemperatur 36,2° 9 ⁰⁰ Körpertemperatur 28,4
	5. 8.	8 ¹⁵	19,4	19,4	
<i>Myotis dasycneme</i>	21. 5.	8 ²⁰	21,8	20,8	Nach 30 Min. wach
	14. 6.	8 ¹⁵	19,8	19,8	Nach 15 Min. wach
<i>Pipistrellus nathusii</i>	23. 9.	8 ⁰⁰	15,6	a = 19,4 b = 18,4 c = 16	

4. Tagesschlaflethargie und Wärmeregulation.

Wir können somit feststellen, daß, während andere Säuger im Tagesschlaf nur ein ganz geringes Sinken der Körpertemperatur aufweisen, die Fledermäuse während der Ruhezeit in der Regel vollkommen poikilotherm sind: Die Körpertemperatur wird weitgehend abhängig von der Umgebungstemperatur. Hierbei handelt es sich nun zunächst

zweifelloos um ein Versagen der physikalischen Wärmeregulation: Der Körper kühlt rasch aus. Diese Auskühlung wird begünstigt durch die zahlreichen haarfreien und zum Teil gut durchbluteten Körperstellen, also vor allem die Maulgegend, die Ohren und die Flughäute. Wenn letztere auch während der Ruhe zusammengefaltet werden, so bieten sie trotzdem eine relativ große Verdunstungs- und daher Abkühlungsfläche. In direkter Beziehung zur hohen Feuchtigkeitsabgabe steht zweifellos auch das starke Wasserbedürfnis der Fledermäuse und das sofortige Austrocknen des Körpers nach dem Tode. Gefangengehaltene Fledermäuse verdursten bei Wassermangel sehr bald.

Das schnelle Auskühlen des Körpers beruht aber auch auf einer geringen Wärmeproduktion während der Ruhezeit, also einer schlechten chemischen Wärmeregulation. Sehr schön vereinigen sich diese Resultate, die durch Messen der Körpertemperaturen festgestellt wurden, mit denen von HARI, der wieder in anderer Richtung die Wärmeregulation, insbesondere die CO_2 -Produktion der Fledermäuse (*Myotis myotis*) untersucht hat und zu dem Schluß kommt: „Bei Änderung der Außentemperatur verhalten sich die Fledermäuse zunächst wie heterotherme Tiere, indem sie bei Anwärmung mehr, bei Abkühlung weniger CO_2 produzieren. Dieser Zustand dauert nur kurze Zeit (in meinen Versuchen 1—2 Tage). Wenn die Temperatur sich weiter nicht ändert, kehren die durch Anwärmung emporgeschnellten, durch Abkühlung gesunkenen CO_2 -Werte zu einem Normalwerte zurück“ (S. 111). Leider hat HARI bei seinen Versuchen das Verhalten der Körpertemperatur unberücksichtigt gelassen, so daß sich ein weiterer Vergleich mit den von ihm gefundenen Resultaten erübrigt.

5. Verlauf der Tagesschlaflethargie.

Wenn mit dem Einschlafen bei den Fledermäusen die Körpertemperatur sinkt, so führt dies zunächst zu einer Vertiefung des Schlafes, bis eine bestimmte Grenze, die „Bewußtseinsschwelle“ unterschritten wird, und der Schlaf, wie oben schon erwähnt, in einen lethargischen Zustand übergeht, der sich in genau der gleichen Weise äußert wie die Winterschlaflethargie. Genau wie bei einem sich abkühlenden Kaltblüter werden die Lebensfunktionen verlangsamt, und je nach der Tiefe, die die Körpertemperatur in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur erlangt, ist die Schlaflethargie mehr oder weniger tief. Eine schlafende Fledermaus, die z. B. bei einer Außentemperatur von 20° eine gleich tiefe Körpertemperatur besitzt, zieht bei einer Störung durch Beugen der Schenkel den Körper an, bei stärkerer Berührung sperrt sie, vielleicht als reflektorische Abwehr, das Maul auf und stößt schrille Laute aus, ist aber unfähig, von ihren Flügeln Gebrauch zu machen. Auf den Boden gesetzt, vermag sie langsame Schreit- oder Kriechbewegungen auszuführen und sich wohl auch auf diese Weise in ein Versteck zurückzuziehen. Die

Augen sind dabei geöffnet. Ein in das Maul gesteckter Mehlwurm kann gepackt, aber nicht zerkaut werden. Auf die Berührung hin werden die bis dahin nur in längeren Abständen erfolgenden Atemzüge beschleunigt und erfolgen dann nach kurzer Zeit ganz außerordentlich schnell und ein Muskelzittern erfaßt den ganzen Körper. Damit beginnt nun ein Ansteigen der Körpertemperatur, das oft so rapide erfolgt, daß man beim Anhalten des Thermometers bisweilen das langsame Ansteigen der Quecksilbersäule verfolgen kann. Mit der zunehmenden Körpererwärmung werden die Bewegungen gleichlaufend besser, die Nervenreaktionen erfolgen schneller, bis das Tier die Schwelle der Wachttemperatur erlangt und damit wieder in den vollen Besitz seiner Körperfunktionen kommt. In Tabelle 3 ist das fortschreitende Erwachen einer *Eptesicus serotinus* aus der Tagesschlafllethargie dargestellt.

Tabelle 3. Verlauf des Aufwachens aus der Tagesschlafllethargie bei einer *Eptesicus serotinus* am 21. 8. 1933 bei einer Raumtemperatur von 20,4°.

Tageszeit	Körpertemperatur in Grad	Verhalten des Tieres
8 ¹⁰	21,0	Bleibt zunächst ruhig liegen, kriecht dann langsam in ein Versteck
8 ¹⁵	25,4	Beschleunigte Atmung
8 ¹⁸	30,6	Schnappt nach vorgehaltenem Mehlwurm, kann ihn aber noch nicht zerkleinern
8 ¹⁹	32,6	
8 ²⁰	34,8	Fängt an zu kauen
8 ²¹	36,6	Wach
8 ²²	37,8	
8 ²³	38,2	Wird gefüttert, fliegt dann kurze Zeit
8 ³⁰	37,8	Hat sich zur Ruhe angehängt

Die Zunahme der Bewegungs- und Funktionsfähigkeit ist also eine gleitende. Es ist daher auch schwer oder doch ungenau, den Zeitpunkt des völligen Erwachenseins festzulegen. Als geeignetes Kriterium kann man die Fähigkeit der Fledermäuse, ungehemmt von ihren Flügeln Gebrauch zu machen, ansehen. Dies geschieht gewöhnlich dann, wenn die Körpertemperatur eine Höhe von etwa 35—36° erreicht hat. Beobachtet man weiter, so zeigt sich in der Regel noch ein höheres Ansteigen bis auf 38, 39, ja sogar bis über 40°, und zwar ist die Maximaltemperatur für die Arten deutlich verschieden. Am höchsten ist die Körpertemperatur meist jedesmal unmittelbar nach einem längeren Flug; kurze Zeit danach kann sich bereits schon wieder ein geringes Fallen bemerkbar machen. *Im allgemeinen läßt sich sagen, daß auch während der Wachperiode die Körpertemperatur relativ starken Schwankungen ausgesetzt ist.* Beim Vergleich der in Tabelle 4 eingetragenen Werte für Wachttemperaturen kann die Größe der Schwankungsamplitude bei den einzelnen Arten ersehen werden.

Tabelle 4. Schwankungsbreite der Wachttemperaturen auf Grund einzelner Stichproben.

Spezies	Schwankungsbreite	Spezies	Schwankungsbreite
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	34,4—37,4	<i>Myotis myotis</i>	35,6—39,6
<i>Barbastella barbastellus</i>	36,2—38,2	<i>Myotis nattereri</i>	36,2—39,2
<i>Plecotus auritus</i>	35,0—38,2	<i>Myotis bechsteinii</i>	35,2—38,2
<i>Nyctalus noctula</i>	?—40,6	<i>Myotis mystacinus</i>	36,2—38,2
<i>Eptesicus nilssonii</i>	35,6—?	<i>Myotis daubentonii</i>	36,0—38,2
<i>Eptesicus serotinus</i>	36,2—40,0	<i>Myotis dasycneme</i>	36,0—40,4
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	35,6—38,8		
<i>Pipistrellus nathusii</i>	36,4—39,0		

Was die Fähigkeit, Bewegungen auszuführen, betrifft, so hat das Verhalten der Fledermäuse während des Erwachens auffallende Ähnlichkeit mit dem eines Kaltblüters, z. B. eines Frosches oder einer Eidechse, wenn sie aus kühlerer Temperatur in wärmere Umgebung gebracht werden. Es steht die Intensität der Bewegung — in gewissen Grenzen — in unmittelbarer Abhängigkeit zur Höhe der Körpertemperatur. So möchte man fast die Fledermäuse halb als Kaltblüter, halb als Warmblüter auffassen. Der grundlegende Unterschied aber, der die Fledermäuse zu den Warmblütern, und zwar zu den niederen, stellt, offenbart sich darin, daß die Körpertemperatur eines Kaltblüters im allgemeinen stets von der Umgebungstemperatur abhängig bleibt, eine Fledermaus dagegen von sich aus, dank der Fähigkeit, erhebliche Wärme zu produzieren, imstande ist, ihre Körpertemperatur jederzeit unabhängig von der Außentemperatur zu erhöhen und in den Wachzustand überzugehen. Die Erwärmung erfolgt also nicht etwa erst nach vorhergehender intensiver Bewegung oder durch Einwirkung warmer Umgebungstemperatur. Es wird der Weckreiz, z. B. der Berührungsreiz, zum Wärmezentrum im Gehirn geleitet, und von hier der Impuls zur Wärmeproduktion an die entsprechenden Organe des Körpers weitergegeben.

Als Weckreiz kommt nicht nur Berührung oder äußere Erwärmung in Frage, sondern auch Licht und Schall. Je nach der Stärke und Dauer, also der Intensität des Weckreizes, erfolgt das Steigen der Körpertemperatur und damit das Erwachen schneller oder langsamer. Im allgemeinen ist der Vorgang des Erwachens bei den einzelnen Arten sehr ähnlich. Es gibt aber auch neben feineren artspezifischen Unterschieden erhebliche individuelle Schwankungen innerhalb einer Art, wie auch momentane bei ein und demselben Tier, Unterschiede, die naturgemäß nur schwer voneinander zu trennen sind, und von inneren, nur schwer analysierbaren Faktoren abhängen dürften.

6. Faktoren, die für die Tagesschlaflethargie maßgebend sind.

Das eine Tier erwacht schneller, das andere langsamer. Bisweilen erfolgt das Erwachen schon auf Grund eines schwachen Reizes, manchmal

aber wird es auch nur eingeleitet: Die Körpertemperatur steigt etwas an, erreicht jedoch nicht die normale Höhe der Wachttemperatur, sondern sinkt schon vorher wieder auf den Ausgangspunkt zurück. Wir dürfen wohl annehmen, daß für solch individuell verschiedenes Verhalten das maßgebend ist, was wir als „Müdigkeit“ bezeichnen, die sich am stärksten zu Beginn des Schlafes zeigt und dann allmählich abklingt. *Die Schlafbereitschaft — ein Begriff, der sicherlich das Zusammenwirken zahlreicher innerer Faktoren umfaßt — ist es also, die für den Schlaf- und Starrezustand in erster Linie verantwortlich ist und die sich in einem deutlichen Tagesrhythmus ausprägt.* Durch den in zweiter Linie in Betracht kommenden Faktor der Umgebungstemperatur wird in der Hauptsache die Tiefe der Starre beeinflusst. Es kann aber auch, wie im folgenden Kapitel (vgl. auch III, 1) erwähnt, eine niedrige Außentemperatur unter Umständen den Tagesrhythmus stören und zu einer Verlängerung der Schlafbereitschaft führen.

In der freien Natur erfolgt das Erwachen aus der Schlaflethargie wohl normalerweise stets gegen Abend, und zwar in dem von der Schlafbereitschaft bedingten Tagesrhythmus. In Gefangenschaft fand nicht selten infolge abnormer Bedingungen eine Störung dieses Rhythmus statt. Die Tiere wurden nämlich meist am Tage gefüttert und in ihrer Ruhe gestört; sehr bald gewöhnten sie sich an diese Veränderung und waren dann zuweilen schon früh am Morgen oder gegen Mittag wach.

Es kommt aber auch vor, daß man im Freien unter Tags wache Fledermäuse findet. In solchen von mir beobachteten Fällen saßen die Tiere z. B. auf Scheunenböden mehr oder weniger direkt unter dem Dach, auf das die Sonne brannte, so daß es im Raum außerordentlich heiß war. Wahrscheinlich infolge dieser hohen Umgebungstemperatur, die leider nicht festgestellt wurde, waren die Fledermäuse schon vorzeitig aus ihrem Tagesschlaf erwacht bzw. hatten eine so hohe Körpertemperatur, daß sie bei der Störung sogleich davonzufliegen imstande waren. In diesem Zusammenhang sei noch einmal an die in Abb. 2 zusammengestellten Kesselhausmessungen erinnert. Auch dort zeigte ja die Körpertemperatur bei sehr hoher Umgebungstemperatur (etwa von 28° an) eine weit geringere Neigung zum Absinken. Diese Beobachtungen stimmen auffallend mit den von HARI gefundenen Resultaten überein, der feststellen konnte, daß bei Fledermäusen innerhalb einer bestimmten Temperaturbreite ein normaler gleichbleibender Stoffumsatz stattfindet. „Diese Temperaturbreite ist nach oben durch die kritische Temperatur, etwa bei 28° C, begrenzt, jenseits welcher der Stoffumsatz wieder erheblich zunimmt“ (S. 111). Mit dem Steigen des Stoffumsatzes steigt dann auch, wie wir annehmen können, die Körpertemperatur, so daß dann bei einer Raumtemperatur von über 28° die Körperwärme der Höhe der normalen Wachttemperatur zustrebt.

7. Bedeutung der Schlaflethargie im Leben der Fledermäuse.

Die Erscheinung der Schlaflethargie bei unseren Fledermäusen, also das Versagen der Wärmeregulation während des Tagesschlafes, ist sicherlich nicht ohne Bedeutung im Leben dieser Tiere. Ältere Autoren (z. B. KOCH, BLASIUS) geben an, daß manche Arten bei ungünstiger Witterung im Sommer ihre Schlafplätze nicht verlassen. Da dann auch kaum Insekten fliegen, wäre eine nächtliche Jagd ohnehin erfolglos. Wenn nun die Tiere unter solchen Umständen in ihren Verstecken weiter schlafen und infolge der mit dem Schlaf verbundenen Herabsetzung der Körpertemperatur den Stoffumsatz verringern, so werden sie damit der Notwendigkeit enthoben, ihrem Körper neue Nahrung zuführen zu müssen: Herabsetzung des Stoffumsatzes hat ein Einsparen von Betriebsstoff zur Folge. Gerade in umgekehrter Reihenfolge verlaufen die Gedankengänge von KOENINCK, wenn er sagt: „Einen ‚sommerlichen Winterschlaf‘ wird man wohl auch bis zu einem gewissen Grade bei den Fledermäusen annehmen dürfen, denn auf welche andere Weise sollten diese sonst so gefräßigen Tiere an Tagen, wo schlechte Witterung ihnen ihre Nahrung, die bei uns ausschließlich aus Insekten besteht, entzieht und wo sie aus ihren Schlupfwinkeln überhaupt nicht herauskommen, sich des Hungers erwehren“ (S. 412).

Es bedingt also Verminderung des Stoffumsatzes bei niedriger Körpertemperatur Verminderung des Betriebsstoffes. Es könnte nun aber auch umgekehrt Nahrungsmangel eine Herabsetzung des Stoffwechsels — ohne daß das Tier durch Abmagerung verhungert — und im Zusammenhang damit Sinken der Körpertemperatur bewirken. In der Tat kann man beobachten, daß Fledermäuse fähig sind, relativ lange Zeit zu hungern. MERZBACHER gibt an, daß seine Versuchstiere sogar bei einer Temperatur von 30—33° im Brutofen 3—4 Wochen gehungert haben. Aus begreiflichen Gründen wurden von mir hier keine genaueren Untersuchungen angestellt. Es wurde aber die Frage geprüft, ob etwa gut gefütterte Tiere eine vollkommenere Wärmeregulation haben als hungernde und ob nur diese in Schlaflethargie fallen. Das Ergebnis der beiden diesbezüglichen Versuchsreihen zeigte jedoch, daß sowohl bei hungernden wie bei gut gefütterten Tieren ein Absinken der Körpertemperatur während des Schlafes eintrat.

In diesem Zusammenhang erscheint eine Beobachtung als wesentlich, die in Ermangelung ausreichender Beobachtungsmöglichkeit nur gelegentlich gemacht wurde, und über die ich hier noch kein abschließendes Urteil fällen möchte. Am 28. 5. 34 wurden mir zwei weibliche *Myotis myotis* geschickt, von denen das eine offenbar kurz vorher geworfen hatte (vielleicht Frühgeburt während des Transportes), das andere jedoch trächtig war. Ersteres verhielt sich normal, d. h. zeigte die Schlaflethargie. Das andere dagegen hatte jederzeit, auch am Tage, normale Wassertemperatur. Das gleiche wurde beobachtet an einigen trächtigen Weib-

chen von *Plecotus auritus* in Gefangenschaft und dann auch in Wochenstuben von *Plecotus auritus* und *Myotis myotis* im Freien. Es wäre sehr gut denkbar, daß während der Trächtigkeit und vielleicht auch während der Sägezeit der Stoffwechsel und damit auch die Wärmeproduktion erheblich reger bleiben muß als bei Tieren außerhalb dieser Zeit, und daß es dann auch während des Tagesschlafes zu keinem Absinken der Körpertemperatur kommt. Ein zeitweiliges Kaltwerden würde je zweifellos die Entwicklung des Embryos verlangsamen. Es bieten sich hier mannigfache und interessante Versuchsmöglichkeiten. Ein ganz ähnliches Verhalten während der Tragzeit konnte ich auch beim Kugelhürteltier feststellen (7), das sich ebenfalls durch eine unvollständige Wärmeregulation auszeichnet. Auch dort fand bei einem trächtigen Weibchen im Gegensatz zu nichtträchtigen während der Tagesruhe in einer entsprechend niedrigen Umgebungstemperatur kein Sinken der Körperwärme statt.

III. Der Winterschlaf.

1. Faktoren, die den Winterschlafzustand auslösen.

Wenn man als charakteristische Eigentümlichkeit eines Winterschläfers die Fähigkeit ansieht, kalt zu werden und kalt zu bleiben (vgl. MERZBACHER, 24, S. 257), so können die Fledermäuse mit ihrer an und für sich schon gering entwickelten Wärmeregulation als ganz besonders zum Winterschlaf prädestiniert bezeichnet werden. Denn wir sahen ja, daß bei ihnen schon an jedem Tage unabhängig von der Jahreszeit eine mit Temperaturerniedrigung verbundene Schlaflethargie eintritt. *Diese unterscheidet sich aber in nichts von beginnender Winterschlaflethargie, so wie wir sie für andere Winterschläfer kennen.* Nur ist während der kalten Jahreszeit auf Grund der tieferen Umgebungstemperatur die Körperwärme entsprechend weiter abgesunken und damit der lethargische Zustand derart tief, daß der tägliche Rhythmus, der in Aktivzeit und Ruhezeit zum Ausdruck kommt, unterdrückt wird: *Es unterbleibt dann also das tägliche Aufwachen und die Schlaflethargie wird zu einem Dauerzustand, dem Winterschlaf.*

Tagesschlaflethargie und Winterschlaflethargie scheinen demnach, rein äußerlich wenigstens, nur durch die verschiedene Tiefe des Zustandes unterschieden. Es wäre nun zunächst einmal zu untersuchen, bei welchen Umgebungstemperaturen das tägliche Aufwachen ausbleibt und der Winterschlafzustand einsetzt.

Die von mir untersuchten Fledermäuse wurden bei ganz verschiedenen hohen Umgebungstemperaturen gehalten. Bei der Fülle von Einzelbeobachtungen zeigten sich naturgemäß manche individuelle Verschiedenheiten, die hier zu erwähnen zu weit führen würde. Fassen wir aber sämtliche Versuche zusammen, so ergibt sich doch ein relativ

klares Bild. Solange die Tiere im Winter im geheizten Zimmer gehalten wurden, dessen Temperatur im Durchschnitt 18—20° betrug, wachten sie, soweit sie nicht vorher schon gestört wurden, jeden Abend auf; sie zeigten also lediglich normale Schlaflethargie. Kamen sie dann in einen ungeheizten Keller mit einer Raumtemperatur von durchschnittlich 10°, so erfolgte in den meisten Fällen ebenfalls ein tägliches Erwachen, es kam aber bisweilen auch vor, daß die Lethargie ununterbrochen mehrere Tage anhielt. In einem freistehenden Schuppenraum, in den die Tiere dann überführt wurden, wechselte die Raumtemperatur sehr stark je nach der Höhe der Außentemperatur. Bei Temperaturen unter 8° kam es im allgemeinen zu einer anhaltenden Schlaflethargie (tiefer Winterschlaf!), oberhalb dieser Grenze bis zu etwa 10° dagegen war der Schlaf oder jetzt besser der Winterschlaf unbeständig (leichter Winterschlaf!, vgl. auch Abb. 3), bisweilen schliefen die Fledermäuse mehrere Tage, bisweilen erwachten sie jeden Tag.

Die kritische Temperaturstufe, bei der der Tagesrhythmus ausgeschaltet wird und der Winterschlaf eintritt, liegt demnach etwa bei 8—10°. Es spielt somit der Faktor der Außentemperatur eine entscheidende Rolle beim Eintritt des Winterschlafes (vgl. II, 6).

Bei anderen Winterschläfern kommt zu diesem äußeren Faktor noch ein Komplex von inneren Faktoren hinzu, die dem betreffenden Tier die innere *Winterschlafbereitschaft* geben. Wie ich an anderer Stelle ausgeführt habe (9, S. 56), resultiert das Zustandekommen des Winterschlafes aus der Wechselbeziehung zwischen diesen beiden, der Außentemperatur und der Winterschlafbereitschaft.

Obgleich es den Anschein hat, daß bei den Fledermäusen die Höhe der Außentemperatur die Hauptrolle spielt, müssen aber auch bei ihnen sicherlich noch Faktoren hinzukommen, die dem Tier die erwähnte innere Bereitschaft geben. Diese dürfte der „Müdigkeit“ im Rahmen der Tagesschlaflethargie entsprechen. Denn die Fledermäuse treffen gewisse Vorbereitungen zum Winterschlaf. Es findet genau wie bei anderen Vertretern eine Fettanspeicherung im Körper statt. Ferner ist es ja bekannt, daß die Fledermäuse sich für den Winterschlaf in geschützte, möglichst frostfreie Quartiere zurückziehen (vgl. IV). Auch dies könnte zwar noch unter dem Einfluß der zum Winter hin sinkenden Außentemperatur geschehen. Über diesen Quartierwechsel hinaus unternehmen aber mit Sicherheit wenigstens manche Arten relativ weite Wanderungen zu ihren Winterquartieren. Bisher konnte ich dies für *Myotis myotis* durch das Beringungsverfahren mit Sicherheit nachweisen (10). Es muß sich demnach doch wohl der Körper der Fledermäuse in gewisser Weise auf den Winterschlaf schon vorher einstellen, ehe die Außentemperatur die Tiefe erlangt hat, die den Eintritt dieses Zustandes auslöst.

Im Zusammenhang mit dieser Winterschlafbereitschaft sind die Veränderungen der *innersekretorischen Drüsen*, insbesondere der Schilddrüse,

zu erwähnen, die unter den Winterschläfern zuerst bei den Fledermäusen von PEISER festgestellt wurden und die ADLER veranlaßten, seine bekannten Hormoninjektionsversuche vorzunehmen. Auf Grund dieser glaubte er, den Drüsen eine wichtige Funktion beim Zustandekommen des Winterschlafes zuschreiben zu müssen, indem er annahm, daß dieser die Folge einer Hypofunktion der Schilddrüse und wahrscheinlich noch anderer Drüsen (Hypophyse, Nebenniere) sei. Ich will nicht weiter auf diese Versuche eingehen, die ja für die moderne Ansicht über das Winterschlafproblem grundlegend waren, die aber auch nicht unwidersprochen geblieben sind. Ich möchte hier nur darauf hinweisen, daß ja der Winterschlaf durchaus nicht die Folge der Drüsenrückbildung (Verminderung der Hormonsekretion) sein muß, sondern daß auch umgekehrt eine Drüsenrückbildung infolge des verminderten Stoffwechsels während des Winterschlafes eintreten kann. Untersuchungen, die von mir in dieser Richtung vorgenommen wurden, sind bisher noch nicht zum Abschluß gekommen. Es sei hier nur noch auf die Arbeit von UIBERALL hingewiesen, der für den Igel nachweisen konnte, daß der Winterschlaf nicht durch Mangel an Thyreoideahormon bedingt ist (vgl. V, 1).

Wichtig für die Frage nach der Bedeutung innerer Faktoren für den Eintritt des Winterschlafes wäre es, Fledermäuse im Sommer künstlich kalten Temperaturen auszusetzen, um zu sehen, ob auch jetzt, genau wie im Winter, wirklicher, lang andauernder Winterschlaf eintritt.

In der Tat gelang es mir, diesen Winterschlafzustand bei einer *Myotis mystacinus* im Eisschrankversuch während des Sommers auszulösen.

Das Tier, das bis dahin unter normalen Gefangenschaftsbedingungen gelebt hatte, wurde am 12. 7. in einen Eisschrank überführt, dessen Temperatur zwischen 7 und 11° schwankte. Bis zum 14. 7. konnte tägliches Erwachen festgestellt werden. Am 16. 7. dagegen zeigte die Kontrolle, daß das Tier seit dem 14. nicht wieder erwacht war. Bei 9,5° Raumtemperatur betrug die Körpertemperatur 10°. Infolge der Störung durch die Messung erfolgte Erwachen. Auch an den folgenden Tagen trat noch mehrmals ein Dauerschlafzustand ein. Leider war es schwierig, die Versuchsbedingungen so zu gestalten, daß das Tier für längere Zeit ungestört blieb, so daß kein lang andauernder Schlafzustand eintreten konnte. Auch war es nicht möglich, noch tiefere Raumtemperaturen zu erzielen. Weitere Versuche in dieser Richtung sind beabsichtigt. Sollten diese ein positives Resultat ergeben, in der Richtung, daß auch im Sommer lediglich durch kalte Temperaturen ein Winterschlafzustand ausgelöst werden kann, so würde damit die Rolle der inneren Faktoren zugunsten der Umgebungstemperatur sehr stark an Bedeutung verlieren.

2. Zustand des Winterschlafes.

Wie bei der Tagesschlaflethargie bleibt auch im Winterschlaf die Körpertemperatur abhängig von der Umgebungstemperatur, gleicht sich ihr nahezu vollkommen an und ist gewöhnlich nur um ein geringes höher als diese. Das Verhalten ist also auch hier genau wie das eines Kaltblüters. In Abb. 3 ist eine Auswahl von Messungen an *Plecotus auritus* vergleichend zusammengestellt. Einige Fälle, bei denen die Körpertemperatur unter der Umgebungstemperatur liegt, erklären sich wieder dadurch, daß letztere im Steigen begriffen war und jene etwas langsamer nachfolgte.

Auch während des Winterschlafzustandes ergaben sich mannigfache interessante Unterschiede gegenüber anderen Winterschläfern, die ganz allgemein ihre Ursache in der abnorm geringen Wärmeregulation der Fledermäuse haben. Wenn ein Hamster (4) aus dem warmen Zimmer in einen kalten Raum gebracht wird, so dauert es gewöhnlich mehrere Tage, ehe bei ihm ein fester Winterschlaf eintritt. Ebenso verhält es sich z. B. beim Siebenschläfer, bei dem Wyss feststellen konnte, daß zu Beginn des Winterschlafes zunächst noch täglich ein Aufwachen erfolgt und erst langsam die Wärmeregulation und vor allem der Tagesrhythmus ausgeschaltet wird. Es muß also erst ein gewisser Widerstand überwunden werden.

Ganz anders verhalten sich die Fledermäuse. In den allermeisten Fällen ging bei ihnen nach dem Überführen in den kalten Raum sogleich die Tagesschlaflethargie in die Winterschlaflethargie über, sofern nur die Umgebungstemperatur entsprechend tief war. Ganz gleich verhielten sich dabei die Tiere, die vorher nur wenig oder gar nicht gefüttert waren, und solche, die reichlich Nahrung bekommen hatten. Es fällt damit der Einwand fort, daß etwa die Intensität des Stoffwechsels für die Geschwindigkeit des Einschlafens maßgebend sein könnte.

Ein weiteres unterschiedliches Verhalten der Fledermäuse gegenüber anderen Winterschläfern, auf das bereits MERZBACHER (24) hinwies, zeigt sich beim Eintritt sehr tiefer Umgebungstemperaturen. Nach den Untersuchungen von PELÜGER wirken solche auf die Winterschläfer als Weckreiz und veranlassen die Tiere, nach erfolgtem Erwachen geschütztere Verstecke aufzusuchen. Ich konnte demgegenüber beim Hamster sowohl wie bei der Haselmaus feststellen, daß tiefe Temperaturen wohl als Weckreiz wirken, aber nicht unbedingt zum Erwachen führen müssen, daß vielmehr bei einer bestimmten unteren Temperaturgrenze von neuem die bis dahin ausgeschaltete Wärmeregulation einsetzt und daß dadurch ein weiteres Absinken der Körpertemperatur verhindert wird. Diese kann sich jetzt tagelang mit geringen Schwankungen auf dem erreichten Tiefstand halten; nur bisweilen kommt es vor, daß die Körperwärme ansteigt und zum völligen Erwachen des Tieres führt. Wyss konnte dann ein gleiches Verhalten für den Siebenschläfer feststellen,

und ähnliches berichtet HERTER für den Igel. Bei all diesen Tieren liegt die Minimaltemperatur über 0° (bei der Haselmaus bei nahezu 0°). *Bei den Fledermäusen aber können Bluttemperaturen selbst unter 0° auftreten, ohne daß dadurch zunächst die Tiere geschädigt werden.* Denn bringt man sie in diesem Zustand aus der Kälte in ein warmes Zimmer, so wachen sie ganz normal auf. Da gewöhnlich nur die äußere Temperatur gemessen wurde, erschien es in diesen Fällen erforderlich, zum Vergleich einmal die absolute Bluttemperatur festzustellen. Als Beispiel seien hier die Messungen bei einer *Myotis myotis* erwähnt: Dieses Tier hatte bei einer Umgebungstemperatur von $-3,8^{\circ}$ eine äußere Körpertemperatur von $-2,2^{\circ}$; durch Einführen eines Thermometers in die Herzgegend wurde eine absolute Bluttemperatur von $-1,9^{\circ}$ festgestellt. In Tabelle 1 waren noch einige weitere Beispiele angeführt. Schon MERZBACHER gibt an, daß bei Fledermäusen der Winterschlafzustand größere Tiefen erreichen kann als bei anderen Winterschläfern.

Fledermäuse lassen sich also demnach, ähnlich wie viele Kaltblüter, unterkühlen. Versuche mit toten Fledermäusen haben gezeigt, daß die Körpersäfte erst bei etwa -4 bis -5° gefrieren. Dies ist auch annähernd die Temperaturstufe, die bei winterschlafenden Fledermäusen zum Tode durch Erfrieren führt.

Nun ist es allerdings bei den Fledermäusen durchaus nicht *immer* so, daß bei sinkender Temperatur die Tiere ohne weiteres dem Kältetod preisgegeben sind. In zahlreichen Fällen konnte beobachtet werden, daß es dann auch bei ihren bisweilen zu einem Wiedereinschalten der Wärmeregulation beim Erreichen der Minimaltemperatur kommt: Es wird Wärme produziert und damit das Erwachen eingeleitet. Es kann sogar ein völliges Aufwachen eintreten, das der Fledermaus in der freien Natur die Möglichkeit geben würde, sich in geschütztere Verstecke zurückzuziehen. *Die Fledermäuse sind aber im allgemeinen nicht fähig, längere Zeit, z. B. tagelang, warm zu bleiben oder ihre Körperwärme auf einem Punkte zu erhalten, der höher als die tödlich wirkende Umgebungstemperatur liegt.* Bei den Versuchen waren gewöhnlich alle Fledermäuse, die am Vortage noch bei mäßiger Temperatur normalen Winterschlaf gehalten hatten, und dann einer sehr tiefen Nachttemperatur ausgesetzt waren, am nächsten Morgen tot. Nur an der mehr oder weniger erheblichen Orts- oder Lageveränderung im Käfig war zu sehen, daß in einigen Fällen eine Körpererwärmung vor dem Kältetod stattgefunden haben mußte.

Wir können also feststellen, daß die Fledermäuse zwar weit tiefere Körpertemperaturen annehmen können als andere Winterschläfer, daß sie aber beim Sinken der Umgebungstemperatur unter eine gewisse Grenze weit weniger kältebeständig sind. Ihr Winterschlafzustand leitet in mancher Beziehung über zu der Kältestarre der Kaltblüter. Eine Eidechse z. B. läßt sich unterkühlen, ist dann aber dem Kältetod preisgegeben, wenn die Außentemperatur unter den kritischen Punkt sinkt. In der freien Natur suchen

die Fledermäuse, wenigstens soweit es die mir bekannten felsbewohnenden Arten betrifft, nach meinen Erfahrungen Räume auf, die frostfrei sind (vgl. IV), es dürften normalerweise also die Fledermäuse kaum durch hohe Kälte gefährdet werden.

Im allgemeinen sind im Zustand des tiefen Winterschlafes wie auch bei den anderen Winterschläfern die Lebensfunktionen auf ein Minimum reduziert. Atemzüge und Herzschläge sind fast ganz zum Stillstand gekommen und erfolgen nur schwach und in langen Abständen. Äußerlich ist meist überhaupt keinerlei Lebenstätigkeit zu erkennen (genauere Angaben vgl. bei MERZBACHER, KOENINCK). Dies ändert sich jedoch sogleich, wenn auf die Tiere irgendein Reiz einwirkt, z. B. scharfe Belichtung, Erwärmung oder Berührung. Die Funktion des Nervensystems ist also auch im tiefen Winterschlaf nicht vollkommen ausgeschaltet, die Tiere bleiben reaktionsfähig.

3. Dauer des Winterschlafes.

Bei gleichbleibender tiefer Umgebungstemperatur, so wie sie z. B. in den Höhlenquartieren während des Winterschlafes herrscht, verharren die Fledermäuse wohl außerordentlich lange im Zustand des tiefen Winterschlafes, ohne aufzuwachen; jedenfalls scheint der Zustand andauernder zu sein als bei anderen Winterschläfern (vgl. 4, 5). Trotzdem konnte ich auch bei verhältnismäßig tiefer Umgebungstemperatur im Freien mitten im Winter hie und da vollkommen wache Tiere beobachten, die bei Annäherung davonflogen. Ein solches gelegentliches Aufwachen berichten auch ältere Autoren. Das Einschalten kurzer Wachzeiten während der Winterschlafperiode war bei gefangen gehaltenen Fledermäusen nicht selten. Wenn auch aus dem Verhalten dieser infolge der veränderten Lebensbedingungen nicht ohne weiteres ein Schluß auf die freilebenden gezogen werden kann, so läßt sich doch sagen, daß ohne äußere Störung oder Veränderung der Umgebungstemperatur ein gelegentliches Aufwachen vorkommen kann, das durch innere Ursachen, vielleicht Abklingen der Winterschlafbereitschaft, pralle Füllung der Harnblase, bedingt sein muß. Aufwachende Fledermäuse geben gewöhnlich sehr bald Harn ab. Die Wachzeit zwischen zwei Winterschlafperioden war aber nur sehr kurz, häufig nur wenige Stunden. Fledermäuse, die in Gefangenschaft schon vorher an selbständiges Fressen aus dem Napf gewöhnt waren, nahmen dann Nahrung auf und vor allem tranken sie. Auch in der freien Natur wäre es manchen Arten möglich, Nahrung zu finden, da meist in den gleichen Verstecken mancherlei Insekten überwintern. Erheblich kann solche Nahrungsaufnahme während des Winters aber kaum sein, da man nur ausnahmsweise unter den Winterschlafplätzen etwas Kot findet. Magenuntersuchungen ergaben stets ein negatives Resultat, höchstens waren noch im Enddarm einige Insektenüberreste vorhanden, während der übrige Darm an einigen Stellen mit einer breiigen, gelblichen Masse angefüllt war.

4. Stadien des Winterschlafes.

MERZBACHER, der das Verhalten des Nervensystems während des Winterschlafes untersucht hat und dessen Ergebnisse durch meine Temperaturmessungen durchaus bestätigt werden, teilte in treffender Weise den Winterschlaf der Fledermäuse in verschiedene Stadien je nach dem Vorherrschen der medullären und subcorticalen Funktionen des Nerven-

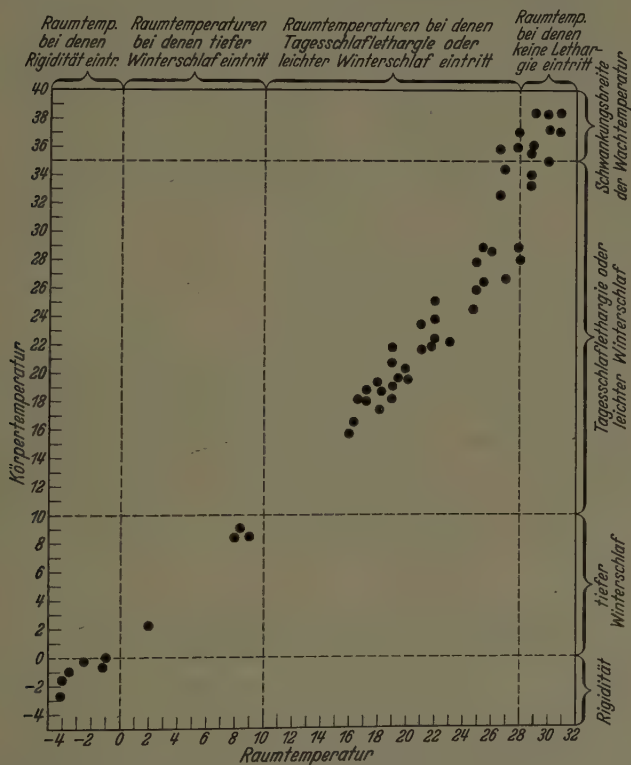


Abb. 3. Zusammenstellung der verschiedenen lethargischen Stadien einer Fledermaus (*Plec. auritus*) in ihrer Abhängigkeit von der Raumtemperatur auf Grund von Körpertemperaturmessungen. Jeder Punkt entspricht einer Messung.

systems ein. Den tiefsten Winterschlafzustand, der bei Umgebungstemperaturen unter 0°, im allgemeinen also nur im Experiment eintritt, bezeichnet er als Zustand der *Rigidität*. Während dieses tiefsten Stadiums ist der Anheftereflex — greifende Bewegungen der Hinterfüße nach Ablösung von der Unterlage, um einen neuen Halt zu suchen —, nur noch spurweise vorhanden; bei Berührung oder sonstiger Störung werden die Hinterschenkel gebeugt und dadurch der Körper angezogen; meist wird dann ein heiseres durchdringendes Kreischen ausgestoßen, wobei das Maul aufgesperrt wird. Mit diesen Reflexbewegungen wird gleichzeitig

das langsame Erwachen eingeleitet. Nach einiger Zeit machen sich lange, tiefe, unregelmäßig erfolgende Atemzüge bemerkbar.

Während dieses unterste Stadium der Rigidität nach MERZBACHER durch Vorherrschen der Rückenmarksreflexe gekennzeichnet ist, treten im Stadium II die Medulla-oblongata-Reflexe hervor. Jetzt ist für das Verhalten der Tiere bei Störung, insbesondere beim Loslösen der Hinterfüße, der erwähnte Anheftereflex charakteristisch. Dies ist das Stadium, in dem man gewöhnlich die Fledermäuse im Winter in ihren Höhlenquartieren findet, in denen ja die Raumtemperatur verhältnismäßig konstant stets mehrere Grade über Null beträgt, wobei demzufolge auch die Körpertemperatur eine gleiche Höhe hat. Merkwürdig ist es, daß schon jetzt bei einer Störung die Augen geöffnet werden, ein Vorgang, der bei anderen Winterschläfern erst kurz vor dem völligen Wachsein eintritt.

Das nächstfolgende Stadium III nach MERZBACHER ist durch Einsetzen der Großhirntätigkeit bestimmt. Der Anheftereflex nimmt ab, die Tiere vermögen sich aus der Rücken- in die Bauchlage zu bringen und führen gerichtete Abwehrbewegungen aus. Es ist nach meinen Erfahrungen schwer, eine bestimmte Grenze zwischen Stadium II und III anzugeben, da ja die Wiederkehr der Nervenfunktion allmählich und gleitend erfolgt. Wählt man als Maßstab die Höhe der Körpertemperatur, so läßt sich mit einiger Vorsicht die ungefähre Grenze bei 10^0 ziehen. Dies würde auch etwa der Temperaturstufe entsprechen, bei der, wie oben gezeigt, die Grenze zwischen Tagesschlaf und Winterschlaf liegt. Das 3. Stadium fällt also schon ganz in den Bereich der Tagesschlaflethargie.

Mit dem Stadium IV MERZBACHERS geht das Tier aus der Lethargie in den Wachzustand über: Die Großhirntätigkeit herrscht vor und das Tier kann ungehemmt von seinen Gliedmaßen Gebrauch machen, insbesondere ist fähig, zu fliegen. Das Verhalten und die Höhe der Körpertemperatur beim Übergang von Stadium III zu IV ist bereits bei Behandlung der Schlaflethargie erwähnt.

In Anlehnung an meine früheren Untersuchungen bei anderen Winterschläfern möchte ich auch für die Fledermäuse die Bezeichnung „tiefer“ und „leichter Winterschlaf“ anwenden. Ersterer würde dem Stadium II, letzterer dem Stadium III entsprechen, während Stadium I, der Übergang vom tiefen Winterschlaf zur Erstarrung, bei anderen Winterschläfern im allgemeinen nicht beobachtet wird; hierfür soll daher die von MERZBACHER angewandte Bezeichnung „Stadium der Rigidität“ beibehalten werden. Stadium IV entspricht dem Zustand des Wachseins.

In Tabelle 5 sind die von der Außentemperatur abhängigen Stadien der Lethargie noch einmal vergleichend zusammengestellt (vgl. auch Abb. 3), und zwar mit besonderer Berücksichtigung der Körpertemperatur, der Nervenfunktion und dem sonstigen Verhalten der Tiere.

Tabelle 5. Vergleich der einzelnen Stadien der Lethargie.

Zustand des Tieres	Körpertemperatur	Nervenfunktionen (nach MERZBACHER)	Verhalten des Tieres	Höhe der Umgebungstemperatur	Jahres- und Tageszeit
Wachzustand	etwa 35° bis etwa 40° (Maximaltemperatur bei den Arten verschieden)	Vorherrschen der Großhirntätigkeit	Tier ist fähig, von allen Organen Gebrauch zu machen	am Tage: über 28° — außerhalb der Winterschlafzeit während der Aktivzeit auch tiefer	außerhalb der Winterschlafzeit nachts — bisweilen für kurze Zeit im Winter bei Unterbrechung des Winterschlafes
Tages-schlaf-lethargie oder leichter Winterschlaf	etwa von 10° aufwärts bis zur Wassertemperatur (etwa 35°)	Einsetzen der Großhirntätigkeit, Abklingen der subcorticalen Reflexe	Tier vermag Rücken- in Bauchlage zu verwandeln, ist fähig, langsame Kriechbewegungen auszuführen; Aufsuchen eines Versteckes; gerichtete Abwehrbewegungen; Abwehrlaute-Zwitschern	unter 28°	außerhalb der Winterschlafzeit während der Tagesruhe, im Winter als Übergang zum tiefen Winterschlaf
tiefer Winterschlaf	etwa zwischen 10 und 0°	Vorherrschen der Medulla-oblongata-Reflexe	Augen können schon geöffnet werden, lebhafte Reflexbewegungen, Anheftereflex der Hinterfüße, Streckbewegungen der Extremitäten, Sperren des Maules, Zirschlaute	unter 10° bis 0°	Während der Winterschlafzeit; Dauerzustand (außerhalb der Winterschlafzeit im Eisschrankversuch?)
Rigidität	unter 0°	Vorherrschen der Rückenmarkreflexe	Anheftereflex nur noch spurweise, Verlangsamung aller Reflexe. Verhalten ähnelt einem Kaltblüter in Kältestarre	unter 0°	meist nur im Experiment, vielleicht bisweilen im kältesten Winter (Eisschrankversuch?)
Eintritt des Kältetodes	unter — 5°	erloschen	tot, Körper gefroren, trocknet rasch aus	unter — 5°	wohl nur im Experiment

5. Erwachen aus dem Winterschlaf.

Die verschiedenen, gleitend ineinander übergehenden Stadien des Winterschlafes werden sowohl während des Einschlafens als auch während des Aufwachens durchlaufen. Während man aber im ersteren Falle nur durch zufällige Stichproben (Messen der Körpertemperatur) die Tiefe des Schlafes feststellen kann — sofern man nicht auf thermoelektrischem Wege ohne Störung für das Tier das Sinken der Körpertemperatur registriert —, läßt sich das Aufwachen schrittweise verfolgen.

Da sich die Winterschlaflethargie gegenüber der Tagesschlaflethargie durch größere Tiefe auszeichnet, erfolgt auch das Erwachen aus jener entsprechend langsamer, im übrigen aber sind die Vorgänge durchaus gleichlaufend und übereinstimmend. Auch die Dauer des Erwachens aus dem Winterschlaf ist abhängig von der Intensität des Weckreizes und — sofern eine solche vorhanden ist — auch von der Höhe der Winterschlafbereitschaft. So kann es vorkommen, daß in dem einen Fall schon eine geringe Störung genügt, um ein völliges Erwachen herbeizuführen, im anderen Fall das Erwachen nur eingeleitet wird, das Tier dann aber wieder in seinen früheren Zustand zurückfällt. Sicherlich kommen auch artspezifische Unterschiede vor, die wohl mit der Reizbarkeit oder ganz allgemein mit dem Temperament der einzelnen Arten zusammenhängen mögen.

Die oft erstaunlich rasche Erwärmung ist mit ständigem Muskelzittern verbunden. Atmung und Herzschläge erfolgen allmählich sogar schneller als im Wachzustand. Es kehren schrittweise die Lebensfunktionen, die wenigstens im Zustand der Rigidität fast ganz erloschen schienen, wieder zu ihrer normalen Höhe zurück. In Tabelle 6 ist der Verlauf des Aufwachens mit Berücksichtigung der langsamen Zunahme der Nervenfunktionen dargestellt.

Tabelle 6. Verlauf des Aufwachens aus tiefem Winterschlaf bei einer *Myotis myotis*.

Zeit	Körpertemperatur in Grad	Verhalten des Tieres
8 ⁵⁵	1,9	Bei Berührung heller Laut, Streckbewegungen der Extremitäten
9 ¹⁰	7,0	Urintropfen, Streckbewegungen, schnelles Atmen
9 ¹⁴	9,5	Der ganze Körper arbeitet
9 ¹⁶	11,7	
9 ¹⁸	12,2	
9 ²⁰	14,3	Tier vermag Rückenlage in Bauchlage zu vertauschen, gerichtete Abwehrbewegungen
9 ²²	15,8	Zittern der Flügel, beißt zu
9 ²⁶	18,3	Immer noch schnelles Atmen
9 ²⁷	19,1	Zittern des ganzen Körpers
9 ²⁹	20,8	Vermag zu kriechen, aber nicht zu fliegen
9 ³²	24,2	
9 ³⁵	27,2	
9 ³⁷	31,0	Tier erschöpft, kein Zittern mehr, schnelles Atmen
9 ³⁹	34,4	Läuft schnell, verkriecht sich nach Flugversuch
9 ⁴²	37,4	Völlig wach
9 ⁴⁴	38,6	Rennt wild umher, frißt
9 ⁵⁰	37,6	Hat sich beruhigt

Im Anschluß an das Erwachen aus dem Winterschlaf sei auch das Verhalten der während des Winterschlafes getöteten Fledermäuse erwähnt. Es konnte festgestellt werden, daß auch bei einem Tier, das durch

tiefen Einstich in die Brust und Verletzung des Herzens tödlich verwundet wurde, im Zustand des tiefen Winterschlafes der Tod langsamer eintritt als im Zustand des leichten, und daß die Körperwärme zunächst noch in geringem Maße ansteigt, daß also gewissermaßen das Aufwachen eingeleitet wird.

Einer *Myotis myotis*, die bei $3,2^{\circ}$ Umgebungstemperatur eine äußere Körperwärme von 4° hatte, wurde durch einen Scherenschnitt die Brust geöffnet und die Bluttemperatur mit ebenfalls 4° festgestellt; das Tier hielt also tiefen Winterschlaf. Gleich nach dem Einschnitt hörten die Lautäußerungen auf (Verletzung der Lungen?), dagegen blieben die reflektorischen Streckbewegungen der Flügel bestehen, auch das Maul wurde wie zum Schreien geöffnet. Es waren also die gleichen Reflexbewegungen die auch eine gesunde Fledermaus bei gleicher Körpertemperatur zeigt. Bis zum Aufhören dieser Bewegungen und dem damit erfolgten Eintritt des Todes vergingen noch 18 Min. Die Messung der Bluttemperatur ergab folgende Werte:

Bluttemperatur nach erfolgtem Einstich.	4°
nach 5 Min.	$4,2^{\circ}$
nach weiteren 3 Min.	$4,5^{\circ}$
„ „ 4 „	$4,9^{\circ}$
„ „ 2 „	5°
„ „ 5 „	$5,1^{\circ}$

Die Körpertemperatur stieg also noch um $1,1^{\circ}$, ehe sie dann auf die Umgebungstemperatur sank.

Ein anderes Tier der gleichen Art, das sich im Zustand der Rigidität befand, wurde bei einer Außentemperatur von $-3,6^{\circ}$ und einer äußeren Körpertemperatur von $-2,2^{\circ}$ in gleicher Weise wie das vorhergehende behandelt. Die Bluttemperatur betrug anfangs $-1,9^{\circ}$, stieg dann sehr bald auf -1° . Durch Kneifen in den Schwanz konnten Streckbewegungen der Füße und Zehen, durch Kneifen ins Ohr Wenden und Strecken des Kopfes ausgelöst werden. Die Reflexbewegungen wurden dann schwächer, hörten aber erst nach 1 Stunde völlig auf.

In beiden Fällen also stieg die Körpertemperatur nach erfolgtem Einstich an, und zwar bei dem Tier im tiefen Winterschlaf etwas höher als bei dem im Zustand der Rigidität. Der Eintritt des Todes erfolgte in letzterem Falle aber bedeutend später.

Zum Vergleich wurde auch eine *Myotis myotis* im leichten Winterschlaf, bzw. im Zustand der Tagesschlaflathargie getötet. Bei einer Zimmertemperatur von $18,5^{\circ}$ hatte das Tier eine äußere Körpertemperatur von $20,6^{\circ}$ und eine Bluttemperatur von $20,8^{\circ}$. In diesem Falle erfolgte nun überhaupt kein Temperaturanstieg, sondern es machte sich schon nach kurzer Zeit ein Absinken bemerkbar: Nach 4 Min. auf $20,4^{\circ}$ wobei der Kopf keinerlei Leben mehr zeigte und nur noch die Extremitäten auf einen Nadelstich hin Reflexbewegungen ausführten. Nach 5 Min.

betrug die Bluttemperatur $20,2^{\circ}$ und die Reflexe waren schwächer. Nach 8 Min. verschwanden diese ganz und der Tod trat ein; dabei betrug die Körpertemperatur $19,6^{\circ}$ und sank dann weiter bis zur Höhe der Umgebungstemperatur.

Wird einer Fledermaus im Wachzustand das Herz verletzt, so erfolgt, wie auch bei jedem anderen Säuger, unmittelbar darnach der Eintritt des Todes.

IV. Zur Ökologie des Winterschlafes der Fledermäuse¹.

Wie alle Winterschläfer benötigen auch die Fledermäuse geschützte Verstecke, in denen sie Winterschlaf halten. Nach Art der Winterquartiere kann man unsere heimischen Vertreter in 2 Gruppen einteilen, nämlich *Baumfledermäuse* und *Felsfledermäuse*, wobei erstere Baumhöhlen, letztere Felshöhlen oder doch ähnliche, von Menschenhand geschaffene Räume (Holzverschläge, Kellergewölbe, Kasematten, Bergwerkstollen und ähnliche) bevorzugen. Allerdings ist es nicht so, daß alle Arten stereotyp an eine bestimmte Örtlichkeit gebunden wären, daß nicht gelegentlich eine Felsfledermaus eine Baumhöhle aufsuchen könnte und umgekehrt.

Während in der warmen Zeit eine größere Labilität bei der Wahl der Schlafquartiere zu beobachten ist², sind es für den Winter meist ganz bestimmte Örtlichkeiten, die wohl alljährlich wieder aufgesucht werden und wo sich, dank der günstigen Überwinterungsbedingungen, die Tiere oft in großer Arten- und Individuenzahl zusammenfinden. Sie nehmen dann also mit Beginn der kalten Jahreszeit, wie oben schon erwähnt, einen örtlichen Quartierwechsel vor, ja es kann sogar zu Ortsbewegungen größeren Maßstabes, zu Wanderungen kommen (10). Von heimischen Arten scheinen nur die Hufeisennasen das ganze Jahr über die gleichen Räume, und zwar vor allem Höhlen, zu bewohnen, wobei sie im Sommer mehr die vorderen Teile, im Winter die hinteren, geschützteren Teile der Höhle aufsuchen.

In dem von mir jährlich besuchten Höhlengebiet, das nicht weniger als 10 Arten als Wintergäste beherbergt, findet man im Sommer überhaupt keine Fledermaus; sie erscheinen erst mit dem Einsetzen kalter Witterung. Dies Vermeiden der Höhlen als Sommerquartier hängt zweifellos mit der geringen Wärmeregulation der Fledermäuse zusammen. In den Höhlen ist die Temperatur im Sommer im Vergleich zur Außentemperatur relativ niedrig, die Tiere müßten also, würden sie hier ihr Quartier aufschlagen, beim Erwachen aus der Schlaflethargie des Abends weit mehr Energie aufwenden, um ihre Körpertemperatur bis zur Wachhöhe zu steigern, als wenn sie schon in einer an und für sich wärmeren

¹ Ich lege hier hauptsächlich nur meine eigenen Beobachtungen zugrunde, ohne auf die Literaturangaben einzugehen.

² Häufig trifft man Fledermäuse auf Bodenräumen, unterm Dach, aber auch hinter Fensterläden, Jalousien, Baumrinde und in Starkästen.

Tabelle 7. Zusammenstellung einiger Beobachtungen in den Winterquartieren.

Datum	Außen-temperatur	Raum-temperatur	Körper-temperatur	Zustand der Tiere	Ort des Winter-quartiers
7. 12. 31	früh 4—5° mittags 10°	7—8°	3° (<i>Myotis myotis</i>)	tiefer Winterschlaf	Kellerraum
2. 2. 32	4°	6°	6° (<i>Plecotus auritus</i>) 5,9° (<i>Myotis myotis</i>)	tiefer Winterschlaf	Kellerraum
19. 2. 32	tagsüber 2—4° nach starkem Nachtfrost	a: 2,7° b: 2,9° c: 3,5°		alle Fledermäuse im tiefen Winterschlaf	Kellergewölbe und unterirdische Gänge
5. 3. 32	nachts — 3°	5°		tiefer Winterschlaf	Kellerraum
20. 3. 32	nachts — 1°	4,5° Steintemperatur 2°	2° (<i>Myotis myotis</i>)	tiefer Winterschlaf	Kellergewölbe
16. 4. 32	6—8°	8,5°	8°	tiefer Winterschlaf (nur noch wenige Tiere im Winterquartier)	Brennofen
4. 12. 32	7°	7°		tiefer Winterschlaf	Höhle
18. 12. 32	früh 6°, am Tage höher	6°		tiefer Winterschlaf	Höhlengang
4. 2. 34	etwa 5°	3°		tiefer Winterschlaf	Höhle
9. 4. 34	etwa 10°	vorderer Raum 7° mittlerer Raum 6° hinterer Raum 5,5°		tiefer Winterschlaf	Brennofen

Umgebungstemperatur schlafen. Wohl aus diesem Grunde wählen sie nach meinen Beobachtungen im Sommer außerordentlich warme Schlafplätze, mit Vorliebe unter Dächern, auf die die Sonne brennt (in einem Fall wurden Fledermäuse sogar in einem Bodenraum angetroffen, in dem die zur Warmwasserversorgung dienenden Heißwasserbehälter aufgestellt waren).

Das Aufsuchen der Winterquartiere und der Beginn des Winterschlafes hängt wohl in der Hauptsache von der Höhe der Außentemperatur ab. Nach meinen Erfahrungen dürften in der Umgebung von Berlin die Fledermäuse im allgemeinen im Laufe des November in ihren Winterquartieren erscheinen. Im Jahre 1933 waren Ende November alle Fledermäuse im Winterschlaf. Im vorhergehenden Jahre, in dem Anfang Dezember noch wärmere Temperatur herrschte, sollen am gleichen Orte einzelne Fledermäuse (Art?) noch des Abends im Freien beobachtet worden sein. Wieweit die einzelnen Arten sich unterscheiden, bedarf

noch einer genaueren Untersuchung. In älteren Arbeiten (z. B. BLASIUS, KOCH) findet man meist nur ganz allgemein gehaltene Angaben.

Nach meinen Erfahrungen, die sich allerdings fast nur auf Felsfledermäuse erstrecken, sind die Winterquartiere auch beim Auftreten strengerer Kälte ganz oder doch nahezu völlig *frostfrei*. Dies scheint auch nach dem, was wir über die Kältebeständigkeit der Fledermäuse in Gefangenschaft



Abb. 4. 3 *Myotis daubentonii* im Winterschlaf. Das Fell ist mit Tauperlen besetzt (Phot. ERNST KRAUSE).

oben erwähnt haben, durchaus erforderlich zu sein. In Felshöhlen und Kellern findet man die Tiere erst in größerer Tiefe an Stellen, wo der Einfluß der oft schnell wechselnden Außentemperatur nur gering ist und eine mehr gleichbleibende Raumtemperatur herrscht, also vor allem an Stellen, zu denen die häufig vorhandene Zugluft nicht hingelangen kann, oder in Felsvertiefungen mit ruhender Luft.

Die von mir im Winter gemessenen Raumtemperaturen waren stets höher als 0°. In Tabelle 7 sind einige Beobachtungen zusammengestellt.

Neben der Frostfreiheit zeichnen sich die Winterquartiere durch einen höheren *Feuchtigkeitsgrad* der Luft aus. Dies ist notwendig, da die Fledermäuse infolge ihrer starken Wasserabgabe leicht austrocknen. Es scheinen aber die einzelnen Arten an den Feuchtigkeitsgehalt verschiedene Ansprüche zu stellen. So fand ich *Barbastella barbastellus* fast ausschließlich an Stellen, die mir relativ trocken erschienen, während sie an feuchten Stellen fehlten. Und umgekehrt überwinterten *Myotis myotis* und *Myotis daubentonii* zum Teil noch in derart feuchter Umgebung, daß ihr Fell ganz mit Tauperlen bedeckt war (Abb. 4).

Auch die *Wahl des Schlafplatzes* im Winterquartier ist bei den Arten verschieden, braucht aber auch innerhalb der Art durchaus nicht konstant zu sein. *Myotis myotis* hängt in der Regel frei an der Decke oder an den schräg abfallenden Wänden (Abb. 5), und zwar meist in großen Haufen zusammen, indem ein Tier dicht neben dem anderen — aber niemals übereinander — sich befindet (Abb. 8); seltener überwintern sie einzeln. Neben dem Freihängen kommt es aber auch vor, daß diese Art teils wagerecht, teils senkrecht verlaufende, enge Spalten aufsucht,

ein Überwinterungsort, den wieder *Myotis nattereri* regelmäßig benutzt. *Myotis daubentonii* und *bechsteinii* hängen teils frei (Abb. 4), teils suchen sie Spalten auf; erstere findet man häufig, letztere, infolge ihrer Seltenheit nur hin und wieder in geringer Anzahl beisammen. *Barbastella barbastellus* wurde bisher nur frei, und zwar gern auf einem Vorsprunge ruhend gefunden (Abb. 6). *Plecotus auritus* und *Myotis mystacinus* hingen meist einzeln und frei an einer Seitenwand, so, daß die ganze Körperunterseite den Fels berührte. *Rhinolophus hipposideros* hängt frei an der Decke, oft viele Tiere in einem Raum beisammen, aber stets jedes für sich allein. Bekannt ist, daß *Plecotus auritus* die langen Ohren nach hinten unter den Flügel legt (Abb. 7) und daß die Hufeisennasen die Flügel wie eine Schutzhülle um ihren Körper breiten, eine Eigentümlichkeit, die bisweilen, schwach angedeutet, auch bei einzeln überwinternden *Myotis myotis* vorkommt. Zu den in größerer Zahl gesellig überwinternden Arten gehören auch *Nyctalus noctula* und *Pipistrellus pipistrellus*. In Tabelle 8 sind die Besonderheiten der einzelnen Arten auf Grund meiner eigenen Beobachtungen noch einmal vergleichend zusammengestellt, wobei aber noch einmal betont sei, daß das Verhalten der Fledermäuse durchaus nicht streng konstant ist. Offenbar können sich die Arten, nach Literaturangaben zu schließen, in den einzelnen Gegenden auch verschieden verhalten. Erwähnt sei die Angabe von SCHLOTT, der *Barbastella barbastellus* in Schlesien in großen Winterschlafgemeinschaften antraf.

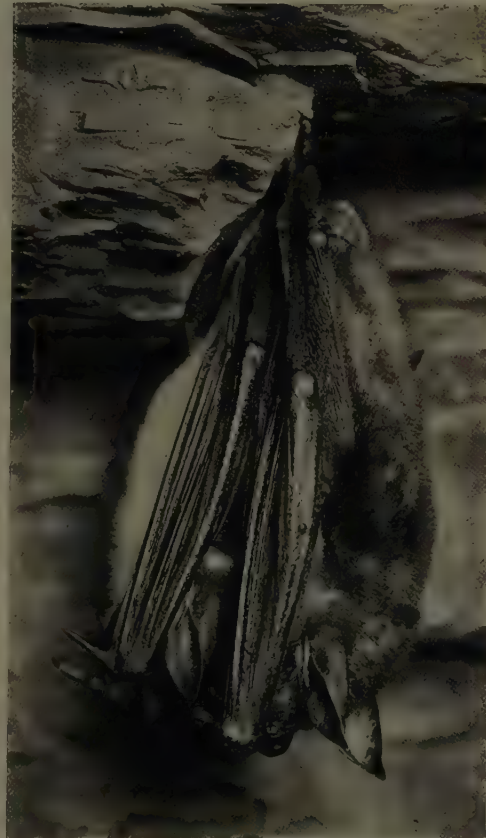


Abb. 5. 2 *Myotis myotis* im Winterschlaf (Phot. ERNST KRAUSE).

Man könnte annehmen, daß das erwähnte dichte Zusammendrängen der Individuen während des Winterschlafes (Abb. 8) bei einigen Arten die Bedeutung des Wärmeschutzes hat. Dies würde ohne weiteres verständlich sein, wenn es sich um Tiere handelte, die ihre Körperwärme möglichst

Tabelle 8. Vergleichende Übersicht der Winterschlafgewohnheiten einzelner Fledermausarten (nach eigenen Beobachtungen).

Art	Biotope des Winterquartieres	Beziehung der Individuen zueinander	Winterschlafplatz	Sommerquartier
<i>Myotis myotis</i>	Felshöhlen, Keller, Bergwerkstollen	meist gesellig überwintert (zum Teil über 100 Individuen), bisweilen einzeln	meist frei an der Decke oder den Wändenhängend bisweilen in Spalten	unter Dächern, in Bodenkammern, einmal in Astloch, einmal hinter Jalousie
<i>Myotis nattereri</i>	Felshöhlen, Keller, Bergwerkstollen	wo zahlreich, gern zu mehreren, sonst einzeln	stets in engen Spalten im Mauerwerk und Fels	nicht beobachtet
<i>Myotis daubentonii</i>	Felshöhlen, Keller, Bergwerkstollen	meist einzeln, seltener 2 bis 3 Tiere beisammen	teils frei hängend oder offen an Seitenwand gelehnt, teils in Spalten	hinter Fensterläden
<i>Myotis dasycneme</i>	Bergwerkstollen	einzeln überwintert	frei an der Wand hängend	nicht beobachtet
<i>Myotis mystacinus</i>	Bergwerkstollen	einzeln, selten zwei beisammen	frei an der Wand hängend	hinter Fensterläden
<i>Myotis bechsteinii</i>	Bergwerkstollen	einzeln (seltene Art!), bisweilen zu zweien gesellig	meist frei hängend an Decke, bisweilen in Spalten	nicht beobachtet
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	in unbewohnten Räumen (Kirchen, Schlösser, einmal auch in Felshöhle		hinter Bildern, Holzverschaltungen, einmal auch in Steinspalte	hinter Baumrinde, in Baumlöchern, in unbewohnten Räumen
<i>Eptesicus serotinus</i>	einmal in einer Felshöhle	einzeln (nur 1 Tier)	auf Felsvorsprung ruhend	auf Kirch- und Hausböden unterm Dach
<i>Barbastella barbastellus</i>	Keller, Felshöhlen, Bergwerkstollen	einzeln überwintert	an Seitenwand hängend, gern auf Vorsprung ruhend	hinter Fensterläden
<i>Plecotus auritus</i>	Felshöhlen, Keller, Bergwerkstollen, einmal in Astloch	einzeln überwintert	an Seitenwand hängend, gern in Nische, seltener in engen Spalten	auf Böden, unterm Dach, hinter Balken, hinter Fensterläden
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	Felshöhlen, Burgverließe, Kasematten	gemeinsamer Raum, aber jedes Tier vom anderen getrennt	an der Decke hängend	Felshöhlen

hochzuhalten bestrebt sind und sich gegen Wärmeabgabe schützen wollen. Bei den Fledermäusen ist dies nun aber durchaus nicht der Fall. Sie stellen ja ihre Wärmeproduktion ein und versinken in eine Lethargie, in der sie um so weniger Betriebsstoff benötigen, je tiefer die Körpertemperatur fällt. Überdies würde auch ein großer Haufen mit der Zeit auskühlen, nur etwas langsamer als ein kleiner oder ein allseitig freihängendes Einzeltier. Ich möchte vielmehr annehmen, daß das enge

Zusammenhalten lediglich dem Geselligkeitstrieb der betreffenden Arten entspringt, trifft man doch *Myotis myotis*, *Pipistrellus pipistrellus*,



Abb. 6. *Barbastella barbastellus*, aus dem tiefen Winterschlaf erwachend; die Augen sind schon geöffnet (Phot. ERNST KRAUSE).

Nyctalus noctula und andere auch im Sommer, z. B. in den Wochenstuben der Weibchen, in gleichen Schlafgemeinschaften an.

Das gesellige Überwintern verschiedener Arten an ein und demselben Platz im Winterquartier, das besonders in engen Spalten beobachtet wurde, dürfte wohl lediglich ein zufälliges sein und durch die günstige Lage des Versteckes bedingt werden. So wurden bisweilen *Myotis nattereri* und *Myotis daubentonii*, in einem Falle dazu noch *Plecotus auritus* eng beisammen gefunden. Ganz vereinzelt beobachtete ich auch *Myotis daubentonii* mitten in einem Klumpen von *Myotis myotis*.



Abb. 7. *Plecotus auritus* in typischer Winterschlafhaltung. Die langen Ohren sind unter die Flügel geschlagen (Phot. ERNST KRAUSE).

Entsprechend der niedrigen Umgebungstemperatur befanden sich die in den Winterquartieren aufgesuchten Fledermäuse im Zustand des tiefen Winterschlafes, indem sie die gleichen Erscheinungen wie die Gefangenschaftstiere zeigten. Wie schon oben erwähnt, kam es vor, daß

auch bei tiefer Umgebungstemperatur ab und zu ein vollkommen waches Tier angetroffen wurde, ein Zeichen dafür, daß gelegentliches Aufwachen

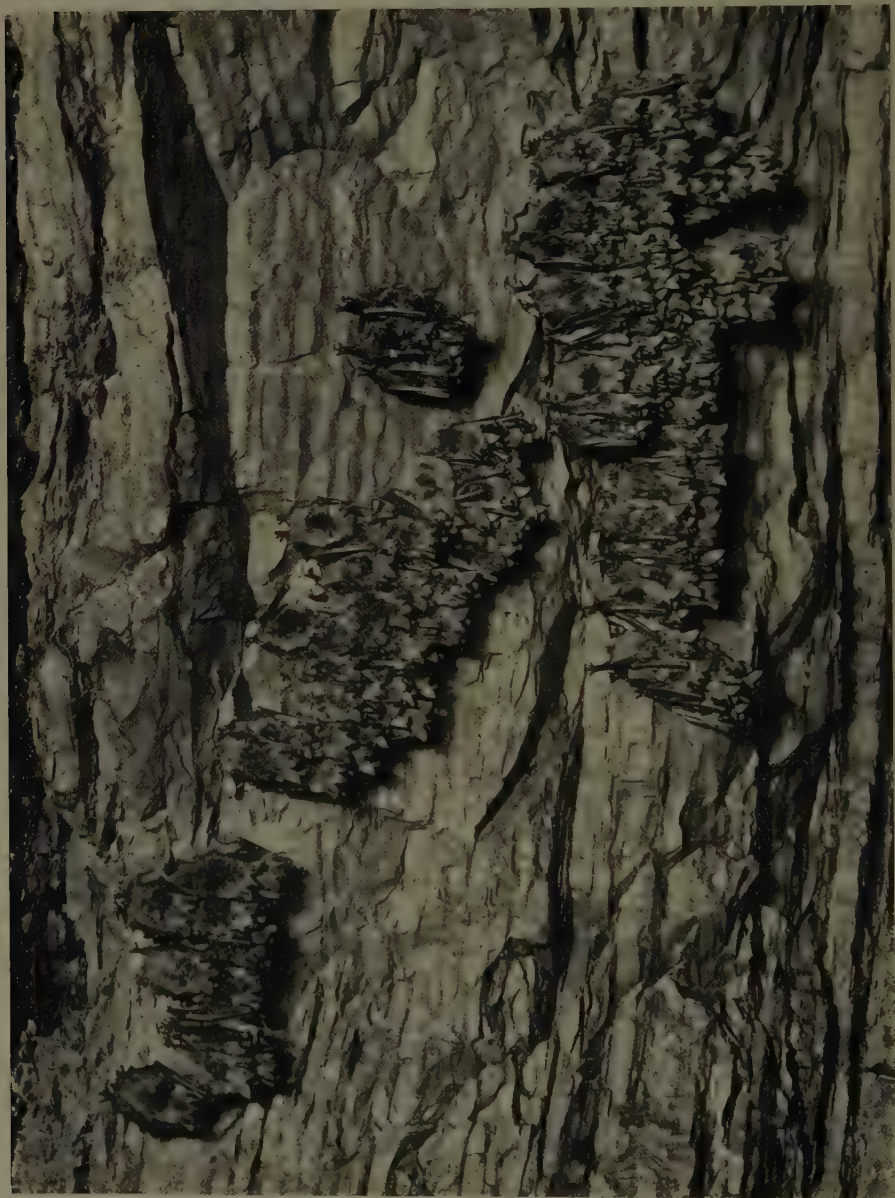


Abb. 8 Ansammlung von *Myotis myotis* im Winterquartier (Phot. ERNST KRAUSE).

während der Winterschlafperiode auch normalerweise auftritt. Wurden die Tiere durch Abnehmen von den Schlafplätzen (zum Zweck der Beringung) oder durch starkes Berühren oder Belichten gestört, so

wachten sie nach einiger Zeit auf, flogen ein Weilchen im Raum oder auch im Freien herum und hängten sich dann zur Fortsetzung des Winterschlafes an irgendeiner Stelle wieder an. Durch Beringung konnte festgestellt werden, daß in Ausnahmefällen einzelne Tiere nach einer Störung einen größeren Ortswechsel unternommen hatten, indem sie z. B. in ein etwa 1 km entferntes Winterschlafquartier übergewechselt waren.

Genau wie der Beginn des Winterschlafes dürfte auch die Beendigung desselben im Frühjahr von der Witterung, besonders von der Höhe der Außentemperatur abhängig sein und in dem einen Jahr früher, in dem anderen Jahr später erfolgen. Auch hier bestehen sicherlich artliche und auch individuelle Verschiedenheiten. Für *Pipistrellus pipistrellus* z. B. wird angegeben (3, 17), daß sie als eine der letzten Arten ihr Winterquartier aufsucht und als eine der ersten im Frühjahr wieder verläßt. Individuelle Unterschiede dürften sich in der Weise geltend machen, daß Tiere, die die geschütztesten, der Außentemperatur am wenigsten zugänglichen Stellen aufgesucht haben, am längsten Winterschlaf halten.

In dem Beobachtungsjahr 1932, in dem im März noch strengere Kälte herrschte, wurden am 20. 3. noch alle Arten, auch *Pipistrellus pipistrellus*, im Winterschlaf angetroffen. Mit zunehmender Erwärmung Ende März wurde *Barbastella barbastellus* außerhalb des Winterquartiers hinter einem Fensterladen gefunden. In Übereinstimmung damit war diese Art bei einer Kontrolle am 2. 4. aus den Winterquartieren verschwunden, während sich noch alle anderen Arten im tiefen Winterschlaf befanden. Erst bei einer Kontrolle am 16. 4. waren am gleichen Ort sehr viele Tiere verschwunden; es wurden nur noch wenige Exemplare von *Myotis daubentonii* und *mystacinus* und eine etwas größere Anzahl von *Myotis myotis* angetroffen. Im Frühjahr 1934 hatten bereits schon Anfang März einige *Myotis myotis* ihr Winterquartier verlassen (Rückmeldung beringter aus weiterer Entfernung), ein großer Teil aber war noch am 9. 4. in den winterlichen Schlafplätzen anwesend.

In der Umgebung von Berlin dürften gegen Ende April auch die letzten Fledermäuse ihr Winterquartier verlassen haben.

V. Bedeutung der Ergebnisse für das Winterschlafproblem.

1. Beziehung zwischen Schlaf und Winterschlaf.

Wir haben gesehen, daß bei den Fledermäusen eine enge Verbindung zwischen dem Tagesschlaf und dem Winterschlaf besteht, daß beide Erscheinungen mit einer Lethargie verbunden sind, die sich lediglich durch die verschiedene Tiefe des Zustandes unterscheidet. Die beschriebenen Verhältnisse bei den Fledermäusen deuten also darauf hin, daß der Winterschlaf in das Gebiet der Schlaferscheinungen zu rechnen ist, die von dem Zentralnervensystem aus reguliert werden. Man muß dabei eine enge Beziehung zwischen dem Schlafzentrum und dem wärmeregulatorischen Zentrum im Gehirn annehmen.

Demgegenüber tritt meines Erachtens die Bedeutung der innersekretorischen Drüsen für den Winterschlaf, die seit den Versuchen ADLERS fast allgemein angenommen wurde, stark zurück. Denn bei Berücksichtigung der besonderen Verhältnisse bei den Fledermäusen, insbesondere der Erscheinung der Tagesschlaflethargie wäre man ja gezwungen, nicht nur während des Winters eine Hypofunktion der Drüsen anzunehmen, sondern auch während der übrigen Jahreszeit. Ich habe bereits bei Behandlung der Faktoren, die den Winterschlaf auslösen, darauf hingewiesen (S. 245). Ich will daher hier nicht näher auf diese Frage eingehen, um auch nicht in den Fehler zu verfallen, die bei einer Gruppe von Winterschläfern gefundenen Ergebnisse für alle zu verallgemeinern. Ich möchte nur noch einmal auf die Ergebnisse von UBERALL hinweisen, der auf Grund seiner Untersuchungen am Igel die ADLERSche Theorie ablehnen zu müssen glaubt und zu dem gleichen Resultat kommt, nämlich, daß der „Winterschlaf“ als ein zentralnervös regulierter Vorgang anzusehen ist und „somit eine positive Leistung“ darstellt, „die sich in die als Schlaf bezeichnete Gruppe von Phänomenen einreihen läßt“ (S. 97).

2. *Phylogenetische Entwicklung des Winterschlafes.*

In ihrer zusammenfassenden Abhandlung über den Winterschlaf schreiben FERDMANN und FEINSCHMIDT im Zusammenhang mit der Frage nach der Bedeutung der Außentemperatur für den Eintritt der Lethargie: „Das den heterothermen Tieren eigene Vermögen, dem Winterschlaf zu verfallen, muß als äußerst komplizierte biologische Erscheinung betrachtet werden, welche sich bei diesen Tieren im Laufe vieler 1000 Jahre entwickelt hat. Der Winterschlaf dieser Tiere ist also phylogenetisch eine alte Erscheinung“ (S. 5). Dieser Schluß ist meines Erachtens nicht überzeugend, denn wenn wir den Winterschlaf wie FERDMANN und FEINSCHMIDT und mit ihnen auch zahlreiche andere, als sekundäre Anpassung an die Ungunst der Jahreszeit ansehen, so könnte man auch bei Annahme eines Alters von 100 000 Jahren noch von einer phylogenetisch jungen Erscheinung sprechen.

Wir müssen auch bei Erörterung dieser Frage den Winterschlaf in engster Verbindung mit der Wärmeregulation betrachten, und ganz besonders, wenn wir die Fledermäuse mit in diese Betrachtung einschließen.

Bei den niederen Säugetieren, die wir als phylogenetisch alt ansehen, ist die Wärmeregulation, soweit sie bisher untersucht wurde, relativ unvollkommen. MARTIN u. a. konnten dies für *Echidna*, *Ornithorhynchus* und einige Beuteltiere nachweisen; nach meinen Untersuchungen (6, 7) liegen gleiche Verhältnisse für das Dreizehenvaultier und einige Gürteltiere vor. Auf Grund dieser Beobachtungen darf man wohl annehmen, daß sich die Warmblütigkeit in der Entwicklungsreihe der Säuger erst langsam bis zu der höchsten Vollkommenheit ausgebildet hat, wie wir

sie z. B. bei den Carnivoren, den entwicklungsgeschichtlich jüngsten Säugetieren, finden. Als Argument könnte man hier die noch fehlende oder doch unvollkommene Wärmeregulation bei neugeborenen Säugern (vgl. LEICHTENTRITT, EISENTRAUT, 11) anführen. Nun gehören auch die Fledermäuse mit zu den niederen phylogenetisch alten Säugern. Und auch bei ihnen ist, wie wir oben gesehen hatten, die Wärmeregulation außerordentlich primitiv, ja so gering ausgebildet, wie wir sie sonst bei Warmblütern — mit Ausnahme mancher Neugeborenen — nirgends finden. Es scheint also die Annahme berechtigt, bei den Fledermäusen die primitive Wärmeregulation, als primäre Eigenschaft anzusehen. Da aber bei ihnen die Winterschlaflethargie im Grunde genommen nichts anderes ist als eine durch äußere Umstände vertiefte Tagesschlaflethargie, so wäre demnach auch der Winterschlaf bei ihnen eine primäre Eigenschaft, die bei all den Arten auftritt, die in Gegenden mit entsprechenden Winterschlafbedingungen leben, also z. B. bei uns in der gemäßigten Zone mit ausgesprochenem Wechsel von kalter und warmer Jahreszeit.

Es wäre aber auch denkbar, daß der Winterschlaf und im Zusammenhang damit die Fähigkeit, die Wärmeregulation auszuschalten, bei den Fledermäusen in den gemäßigten Zonen eine sekundär erworbene Eigenschaft ist, und daß die Tiere dann im Anschluß an den Winterschlaf diese Fähigkeit auch für den Tagesschlaf beibehalten haben. Ausschlaggebend würde hier die Untersuchung von Fledermäusen aus Gebieten sein, in denen ein Winterschlaf nicht vorkommt, also aus subtropischen und tropischen Gegenden.

Temperaturmessungen an einem fliegenden Hund (*Pteropus sp.*) von Celebes, der mir in liebenswürdiger und dankenswerter Weise von der Direktion des Berliner Zoologischen Gartens zur Verfügung gestellt wurde, haben zu keinem endgültigen Ergebnis geführt. Das Tier, das nur in einem relativ kleinen Käfig untergebracht werden konnte, war durch die dauernden Störungen des Messens — dieses war bei ihm mit einiger Schwierigkeit verbunden — stets so erregt, daß es wohl kaum in einen ruhigen normalen Schlaf kommen konnte, solange sich Personen im Zimmer befanden. Die Versuche wurden daher bald abgebrochen, zumal das Tier nicht durch besondere Versuchsanordnung, z. B. Überführen in einen kühleren Raum, gefährdet werden sollte. Die wenigen Messungen haben aber doch so viel gezeigt, daß offenbar auch bei diesem Tier eine größere Schwankungsbreite der Wachtemperatur vorkommt. Die höchste Körpertemperatur betrug etwa 37° , die tiefste, die gemessen wurde, etwa $32\text{--}33^{\circ}$ bei normaler Zimmertemperatur. Einwandfreihere Ergebnisse würde man bei Untersuchung tropischer oder subtropischer Kleinfledermäuse erzielen können.

Wenn aber nun, wie es den Anschein hat, die geringe Wärmeregulation der Fledermäuse und damit die Fähigkeit, Winterschlaf zu halten, tatsächlich eine primäre Eigenschaft ist, wie steht es dann mit dem Winterschlaf

der übrigen Winterschläfer, also z. B. der Nager? Auch bei diesen ist zwar die Wärmeregulation unvollkommen, das Absinken der Körpertemperatur außerhalb des Winterschlafes bleibt jedoch stets noch in angemessenen Grenzen (vgl. WYSS, HERTER) und unterschreitet nicht, wie bei den Fledermäusen, die Bewußtseinsschwelle. Wir können demnach wohl ohne weiteres annehmen, daß der Winterschlaf hier als eine sekundäre Anpassung an die Ungunst der Jahreszeit aufzufassen ist. Damit würde aber diese äußerlich wenigstens weitgehend übereinstimmende Erscheinung bei den beiden Gruppen – Fledermäusen auf der einen Seite, die übrigen Winterschläfer auf der anderen Seite – in stammesgeschichtlicher Hinsicht auf ganz verschiedener Entwicklung beruhen.

Auch diese Frage soll hier nur angeschnitten werden, ohne daß schon jetzt eine Klarheit erzielt werden könnte. Wir sehen jedenfalls, daß den besonderen Verhältnissen, die wir bei den Fledermäusen kennengelernt haben, bei Behandlung des Winterschlafes ganz allgemein als physiologisches Problem eine wichtige Bedeutung zukommt.

Zusammenfassung.

Teilen wir die Säugetiere nach der Ausbildung ihrer Wärmeregulation ein, so können wir höhere und niedere Warmblüter unterscheiden, wobei naturgemäß beide Gruppen durch Übergänge miteinander verbunden sind.

Die untersuchten Fledermäuse (14 Arten) gehören zu den ausgesprochen niederen Warmblütern, sie besitzen eine außerordentlich unvollkommene Wärmeregulation. Während des Tagesschlafes sinkt auch im Sommer ihre Körpertemperatur auf die Höhe der Umgebungstemperatur und die Tiere fallen in einen lethargischen Zustand, die Tagesschlaflethargie, aus der sie jeden Abend erwachen. Dies konnte nicht nur bei gefangen gehaltenen, sondern auch bei freilebenden Tieren beobachtet werden.

Während der Tagesschlaflethargie sind alle Lebensfunktionen mehr oder weniger verlangsamt. Auf äußere Reize hin, z. B. bei Berührung, kann die Tagesschlaflethargie unterbrochen werden und die Körpertemperatur steigt in relativ kurzer Zeit bis zur Höhe der Wachttemperatur an. Das Tier ist erwacht und fähig, ungehemmt von seinen Organen Gebrauch zu machen, wenn die Körpertemperatur eine Höhe von etwa 35° erlangt hat. Die maximale Wachttemperatur ist bei den einzelnen Arten verschieden und kann bis über 40° betragen.

Wir können annehmen, daß für den Eintritt der Schlaflethargie innere Faktoren maßgebend sind, die dem Tier die Schlafbereitschaft („Müdigkeit“) geben und die sich in einem deutlichen Tagesrhythmus ausprägen. In zweiter Linie kommt die Umgebungstemperatur hinzu, durch die vor allem die Tiefe des Zustandes bestimmt wird.

Bei sehr hoher Umgebungstemperatur tritt kein lethargischer Zustand ein, da dann die Körpertemperatur nicht unter die Bewußtseinsschwelle sinkt. Die Grenze liegt bei einer Umgebungstemperatur von etwa 28° .

Im Leben der Fledermäuse hat die Tagesschlaflethargie zweifellos die Bedeutung, daß bei ungünstiger Witterung (Fehlen der Insektennahrung) infolge der mit der Erniedrigung der Körpertemperatur verbundenen Stoffwechselverminderung Nahrungsaufnahme nicht notwendig ist und die Tiere in ihren Verstecken bleiben können.

Eine Ausnahme machen nach den bisherigen Beobachtungen trächtige Weibchen, bei denen kein Sinken der Körpertemperatur unter die Bewußtseinsschwelle und damit keine Lethargie beobachtet wurde. Dies erklärt sich wohl aus dem mit der Trächtigkeit verbundenen erhöhten Stoffwechsel.

Die Tagesschlaflethargie geht in die Winterschlaflethargie über, wenn die Umgebungstemperatur eine bestimmte Grenze unterschreitet, die etwa bei $8-10^{\circ}$ liegt. Es wird dann der Tagesrhythmus ausgeschaltet und die Lethargie wird zum Dauerzustand (= Winterschlaf). Es ist anzunehmen, daß neben der tiefen Umgebungstemperatur auch noch eine innere Winterschlafbereitschaft hinzutreten muß, denn die Fledermäuse treffen zum Winter hin gewisse Vorbereitungen (Wanderungen).

Entsprechend der tieferen Umgebungstemperatur ist im Winterschlaf auch der lethargische Zustand tiefer als im Tagesschlaf. Die Körpertemperatur kann sogar unter 0° sinken, ohne daß das Tier geschädigt wird. Fledermäuse lassen sich also wie manche Kaltblüter unterkühlen. Erst eine Umgebungstemperatur von etwa -5° wirkt tödlich.

Ähnlich wie bei anderen Winterschläfern setzt auch bei den Fledermäusen bisweilen beim Erreichen der Minimaltemperatur infolge des Kältereizes eine Wärmeproduktion ein (Wiedereinschalten der Wärmeregulation), die bis zu einem völligen Erwachen führen kann. Die untersuchten Tiere waren aber nicht fähig, längere Zeit, etwa tagelang, Kälte Temperaturen zu ertragen; es tritt dann der Kältetod ein. Dieser erfolgt bisweilen auch schon, ohne daß die Tiere fähig waren, ihre Minimaltemperatur zu halten oder gar wach zu werden. Es geht dann der Winterschlaf ohne weiteres in die tödliche Erstarrung über. Der Winterschlaf der Fledermäuse nähert sich damit der Kältestarre eines Kaltblüters.

Ein normales Aufwachen aus dem Winterschlaf kann auch mitten im Winter — wohl infolge eines inneren Weckreizes — gelegentlich vorkommen. Die Dauer des Wachseins ist dann aber meist nur kurz.

In Anlehnung an die Untersuchungen von MERZBACHER können 4 Stadien des Winterschlafes unterschieden werden. Das unterste Stadium, das bei anderen Winterschläfern gewöhnlich nicht auftritt und das auch bei den Fledermäusen meist nur bei extremer Kälte (im Experiment) herbeigeführt wird, ist das der Rigidität. Es tritt bei Temperaturen

unter 0° ein und ist durch Vorherrschen der Rückenmarksreflexe gekennzeichnet. Das 2. Stadium ist das des tiefen Winterschlafes, das mit Temperaturen über 0° verbunden ist, und bei dem die Medulla-oblongata-Reflexe hervortreten (Anhefterreflex). Bei etwa 10° geht der tiefe Winterschlaf in den leichten (Stadium 3) über, bei dem die Gehirntätigkeit einsetzt. Dieses Stadium entspricht auch dem Zustand, in den die Tiere während der Tagesschlaflethargie verfallen. Mit dem 4. Stadium, das durch Vorherrschen der Großhirntätigkeit gekennzeichnet ist, geht der leichte Winterschlaf in den Wachzustand über.

Diese Stadien, die gleitend miteinander verbunden sind, werden sowohl beim Einschlafen wie beim Aufwachen durchlaufen.

Das Erwachen aus dem Winterschlaf kann durch äußere Reize herbeigeführt werden und erfolgt je nach der Intensität des Reizes und der mehr oder weniger vorhandenen Winterschlafbereitschaft schneller oder langsamer.

Auch bei Tieren, die im Zustand des Winterschlafes durch Herzstich tödlich verwundet werden, wird zunächst ein Aufwachen eingeleitet.

Beobachtungen freilebender Fledermäuse haben gezeigt, daß die bestimmten Winterquartiere, die sich meist von den Sommerquartieren unterscheiden, alljährlich von einer großen Anzahl von Arten und Individuen aufgesucht werden. Die besonderen, an die Winterquartiere gestellten Bedingungen, sind Frostfreiheit und genügende Luftfeuchtigkeit. Die Wahl der engeren Schlafplätze im Winterquartier fällt bei den einzelnen Arten mehr oder weniger verschieden aus. Manche Arten überwintern mit Vorliebe gesellig, andere stets einzeln. Gelegentliches Aufwachen aus dem Winterschlaf kommt vor. Beginn und Beendigung des Winterschlafes dürfte zeitlich von der Witterung und Außentemperatur weitgehend abhängig sein.

Die Untersuchungen haben gezeigt, daß — wenigstens bei den Fledermäusen — eine enge Beziehung zwischen Schlaf und Winterschlaf besteht. Sie unterstützen damit die, neuerdings wieder von UBERALL vertretene Ansicht, daß der Winterschlaf überhaupt in das Gebiet der Schlaferscheinungen einzuordnen ist und auf einer Funktion des Zentralnervensystems beruht.

Die Annahme von der Bedeutung der innersekretorischen Drüsen für den Winterschlaf verliert gerade bei Berücksichtigung der besonderen Verhältnisse der Fledermäuse stark an Wahrscheinlichkeit.

Die Untersuchungsergebnisse deuten ferner darauf hin, daß die geringe Wärmeregulation der Fledermäuse eine primäre Eigenschaft ist und daß bei der engen Verknüpfung von Wärmeregulation und Winterschlaf auch dieser eine primäre Eigentümlichkeit darstellt.

Literaturverzeichnis.

1. **Adler, L.:** Schilddrüse und Wärmeregulation. Arch. f. exper. Path. 86, 160 (1920). — 2. **Adler, L.:** Der Winterschlaf. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 17, Teil 3, S. 105. 1926. — 3. **Blasius, J. H.:** Naturgeschichte der Säugetiere Deutschlands. Braunschweig 1857. — 4. **Eisentraut, M.:** Über die Baue und den Winterschlaf des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). Z. Säugetierkd 3, 172 (1928). — 5. **Eisentraut, M.:** Beobachtungen über den Winterschlaf der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius* L.). Z. Säugetierkd 4, 213 (1930). — 6. **Eisentraut, M.:** Biologische Studien im bolivianischen Chaco. II. Über die Wärmeregulation beim Dreizehenfaultier (*Bradypus tridactylus* L.). Z. vergl. Physiol. 16, 39 (1932). — 7. **Eisentraut, M.:** Biologische Studien im bolivianischen Chaco. IV. Die Wärmeregulation beim Kugelgürteltier (*Tolypeutes conurus* Js. Geoff.) Z. vergl. Physiol. 18, 174 (1932). — 8. **Eisentraut, M.:** Biologische Notizen über heimische Fledermäuse, insbesondere aus der Umgebung Berlins. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. 1932, 193. — 9. **Eisentraut, M.:** Winterstarre, Winterschlaf und Winterruhe. Mitt. zool. Mus. Berl. 19, 48 (1933). — 10. **Eisentraut, M.:** Markierungsversuche bei Fledermäusen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 28, 553 (1934). — 11. **Eisentraut, M.:** Entwicklung der Wärmeregulation beim jungen Igel. Biol. Zbl. 55 (1935) im Druck. — 12. **Ferdmann, D. u. O. Feinschmidt:** Der Winterschlaf. Erg. Biol. 8, 1 (1932). — 13. **Hari, P.:** Beitrag zur Kenntnis der chemischen Wärmeregulation der Säugetiere. Pflügers Arch. 130, 90 (1909). — 14. **Hari, P.:** Der respiratorische Gaswechsel der winterschlafenden Fledermaus. Pflügers Arch. 130, 112 (1909). — 15. **Herter, K.:** Körpertemperatur und Aktivität beim Igel. Z. vergl. Physiol. 20, 51 (1934). — 16. **Howell, A. B.:** Some Californian experiences with bat roosts. J. of Mam. 1, 169 (1919/20). — 17. **Koch, C.:** Das Wesentliche der Chiropteren. Jb. Ver. Naturwiss. Nassau 17/18, 261 (1862/63). — 18. **Koenig, A.:** Versuche und Beobachtungen an Fledermäusen. Arch. f. Anat. 1899, 389. — 19. **Leichtentritt, Br.:** Die Wärmeregulation neugeborener Säugetiere und Vögel. Z. Biol. 69, NF. 51, 545 (1919). — 20. **Martin, J.:** Thermal adjustment and respiratory exchange in Monotremes and Marsup. Proc. roy. Soc. Lond. 68, (1901). — 21. **Matthis, J.:** Vom Leben der Gemeinen Fledermaus. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 13, 706 (1929). — 22. **Merzbacher, L.:** Untersuchungen an winterschlafenden Fledermäusen. I. Das Verhalten des Zentralnervensystems im Winterschlaf und während des Erwachens aus demselben. Pflügers Arch. 97, 569 (1903). — 23. **Merzbacher, L.:** Untersuchungen an winterschlafenden Fledermäusen. II. Die Nervendegeneration während des Winterschlafes. Die Beziehung zwischen Temperatur und Winterschlaf. Pflügers Arch. 100, 568 (1903). — 24. **Merzbacher, L.:** Allgemeine Physiologie des Winterschlafes. Erg. Physiol. 3, 214 (1904). — 25. **Pembrey, S. u. W. White:** The regulation of temperature in hibernating animals. J. of Physiol. 19, 477 (1896). — 26. **Pflüger, E.:** Theorie des Schlafes. Pflügers Arch. 10, 474 (1875). — 27. **Peiser, J.:** Über den Einfluß des Winterschlafes auf die Schilddrüse. Z. Biol. 48, NF. 30, 482 (1906). — 28. **Schlott, M.:** Zur Fledermausforschung in Schlesien. Aus der Heimat, Bd. 41, S. 193, 1928. — 29. **Uiberall, H.:** Das Problem des Winterschlafes. Pflügers Arch. 234, 78 (1934). — 30. **Wyß, O.:** Winterschlaf und Wärmehaushalt, untersucht am Siebenschläfer (*Myoxus glis*). Pflügers Arch. 229, 600 (1932).

(Aus dem Zoologischen Institut der Technischen Hochschule Danzig.)

DIE POSTEMBRYONALE ENTWICKLUNG DER ALEURODINEN (HEMIPTERA-HOMOPTERA).

EIN BEITRAG ZUR KENNTNIS DER METAMORPHOSEN DER INSEKTEN.

Von

HERMANN WEBER, Danzig-Langfuhr.

(Ausgeführt mit Unterstützung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft.)

Mit 14 Textabbildungen (43 Einzelbildern).

(Eingegangen am 15. September 1934.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	268
Material und Technik	270
A. Der erste Teil der Metamorphose bis zur vollendeten dritten Häutung.	270
I. Die Veränderungen während der Larvenentwicklung	270
II. Der Bau des 4. Larvenstadiums	273
B. Die Verwandlung des 4. Larvenstadiums in die Imago	279
I. Die Ausbildung der imaginalen Körperanhänge	281
1 a) Afterapparat S. 281. — b) Vorderkopf S. 281.	
2 a) Beine S. 282. — b) Antennen S. 284. — c) Stechborstenscheide S. 284.	
3 a) Flügel S. 284. — b) Äußere Geschlechtsorgane S. 287.	
II. Die Ausbildung der imaginalen Körperform und -gliederung	289
III. Die Umwandlung der inneren Organe	294
1 a) Wachsdrüsen S. 294. — b) Tracheensystem S. 295.	
2 a) Nervensystem und Auge S. 296. — b) Innere Geschlechtsorgane S. 297.	
3. Mycetome, Speicheldrüsen, Darm, Rückengefäß S. 300.	
C. Allgemeines	301
Zusammenfassung	303
Literaturverzeichnis	304

Einleitung.

Vor 25 Jahren hat BÖRNER (1909) erstmals erkannt, daß die Metamorphose der Aleurodinen in keine der Kategorien paßte, welche die vor ihm um die Aufklärung der Entstehung der Holometabolie und die Klassifizierung der Insektenmetamorphosen bemühten Autoren (REH, HENNEGUY, HEYMONS) für die einzelnen Metamorphosenfälle errichtet hatten. Das Einzigartige in der Verwandlung der Aleurodinen besteht darin, daß in ihrem Verlauf eine durchaus imagounähnliche, platte, unbewegliche, stummelbeinige Larve¹, der noch jede Spur äußerer Flügelanlagen fehlt, sich mit einer einzigen Häutung, also ohne Zwischen-

¹ In der Literatur, besonders in der amerikanischen, meist fälschlich als Puparium bezeichnet. Die Begriffe Larve, Nymphe, Puppe, Puparium usw. gebrauche ich in dem in meinem Lehrbuch der Entomologie (1933) festgelegten Sinne.

schaltung eines Nymphen- oder Puppenstadiums in die Imago mit ihrer definitiven Chitinhülle, mit ihren wohlentwickelten Flügeln, Beinen und ihren hochdifferenzierten Sinnesorganen verwandelt. BÖRNER schloß daraus, daß hier ein Nymphenstadium mit Flügelanlage und damit auch eine Häutung unterdrückt ist, daß, mit anderen Worten, eine Chitinhülle, die möglicherweise zuletzt ähnlich wie bei den Dipteren mit Pupa obducta unter der nicht abgeworfenen Haut des letzten Larvenstadiums abgeschieden wurde, nicht mehr zur Ausbildung kommt¹. Er bezeichnete die dadurch gekennzeichnete Metamorphosenform als *Allometabolie*². Trotzdem die Allometabolie nach BÖRNER geeignet ist, auf die Entstehung der typischen Holometabolie sowohl wie auf die ihr äußerlich ähnlichen, bei den Männchen der Schildläuse vorkommenden Verwandlungsformen (Parametabolie²) Licht zu werfen, wissen wir heute über sie kaum mehr als das wenige, das schon 1909 bekannt war. Wir kennen die äußerlich sichtbaren Wandlungen der Körpergestalt, die Lebensweise der Entwicklungsstadien verschiedener Arten (besonders *Trialeurodes vaporariorum* und *Dialeurodes citri*), den Verlauf der Häutungen, soweit er sich am lebenden Tier beobachten läßt, und den Einfluß der Umwelt auf die Entwicklung (Literatur s. WEBER, 1931). Außer den kurzen Bemerkungen, die ich in meiner Biologie der Hemipteren (1930, S. 387) machte, wissen wir dagegen so gut wie gar nichts über die Entwicklungsvorgänge, die den unmittelbaren Übergang einer so auffällig imago-unähnlichen Larve in die Imago begleiten und ermöglichen, sowie über die Metamorphose der inneren Organe. Die folgende Arbeit ist in der Absicht abgefaßt, diese Lücke auszufüllen. Sie schließt sich damit an meine morphogenetischen Untersuchungen an *Psylla* (l. c. 1929) an, mit denen ich den Versuch machte, die Entwicklungsvorgänge bei einem komplizierten Fall der Paurometabolie zu klären. Es wird sich im folgenden zeigen, daß die Ergebnisse dieser Arbeit das Verständnis des vorliegenden Problems erheblich erleichtern³.

Im übrigen bildet die folgende Arbeit die Fortsetzung meiner Untersuchungen über die Lebensweise von *Trialeurodes vaporariorum* (1931), die ich daher als bekannt voraussetzen muß. Auch die imaginalen Bauverhältnisse können nur soweit in Betracht gezogen werden, wie zum Verständnis der Entwicklung unbedingt nötig ist, da sie später in einer besonderen Arbeit behandelt werden sollen.

¹ Für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht die Tatsache, daß die Aleurodinen nur 4 Häutungen zeigen, während die typische Zahl bei den Hemipteren 5 ist.

² Zur Klassifizierung der Metamorphosen und die ihr zugrunde liegenden Auffassungen von deren Zustandekommen s. HANDLIRSCH in SCHPÖDERS Handbuch, BERLESE, JESCHIKOW, WEBER (1930, 1934).

³ Es ist zu hoffen, daß die vorliegende Arbeit in gleichem Maße das Verständnis der Entwicklung der parametabolen Coccidenmännchen fördern wird, deren genaues Studium eine Aufgabe der Zukunft darstellt.

Material und Technik.

Die Untersuchungen wurden in der Hauptsache an *Trialeurodes vaporariorum* (WESTWOOD) vorgenommen; zum Vergleich wurden *Aleurodes brassicae* und *cheli-donii* herangezogen.

Zur Untersuchung des Skelets wurden die Entwicklungsstadien nach der Methode von ROEPKE geätzt und in Berlesegummi montiert. Die Ergebnisse waren auch bei den jüngsten Larvenstadien vorzüglich, während sich Ätzung mit Kali- oder Natronlauge und Einlegen in Kanadabalsam als unzweckmäßig erwies. Zur Klarstellung der Entwicklungsvorgänge und zur Untersuchung der inneren Organe wurden ungefärbte und gefärbte Totalpräparate und Schnittserien hergestellt. Die Fixierung geschah anfangs mit heißer GILSON-Lösung, später ausschließlich nach CARNOY. Die Tiere wurden samt den Blättern, an denen sie saßen, in die Flüssigkeit gebracht, in der sie sich meist rasch ablösten. Sie wurden dann jeweils in großen Mengen unter Benützung der Zentrifuge weiterbehandelt. Die zu Totalpräparaten bestimmten Objekte wurden mit Alaun- oder Boraxkarmin gefärbt, beide Farbstoffe wie auch das Differenzierungsmittel mußten sehr lang (wenigstens 2 Tage) einwirken und versagten auch dann noch bei vielen Exemplaren. Eingelegt wurde über dünnes in eingedicktes Cedernöl, um das lästige Eindringen von Luft in die Leibeshöhle zu vermeiden. Für Schnittpräparate wurden die Tiere massenweise über Cedernöl in Paraffin eingebettet. Wurde der Block dann senkrecht zu seiner Bodenfläche, aber sonst in beliebiger Richtung geschnitten, so war meist eine genügende Anzahl von Exemplaren in geeigneter Richtung vom Schnitt getroffen. Die Schnittdicke betrug 4–10 μ , gefärbt wurde mit Hämatoxylin-Eosin, Lithiumkarmin oder Karmalaun-Pikroindigkarmin oder Eisenhämatoxylin nach WEIGERT bzw. HEIDENHAIN.

A. Der erste Teil der Metamorphose bis zur vollendeten dritten Häutung.

Die Aleurodinen haben durchweg 4 Larvenstadien, die Junglarve ist in der ersten Zeit nach dem Verlassen der Eischale beweglich und wandert, ebenso wie die Junglarve der Cocciden, eine Strecke weit von der Eischale weg. Die drei folgenden Stadien hingegen sind ebenso wie die älteren Larven der Lecanien, der Diaspidinen und anderer Cocciden völlig sessil, ja sogar bewegungsunfähig.

I. Die Veränderungen während der Larvenentwicklung.

Die Größenunterschiede und die äußeren Merkmale der 4 Larvenstadien von *Trialeurodes vaporariorum*, auf die sich auch die folgenden Ausführungen beziehen¹, sind in Abb. 1 und 2 dargestellt. Die wesentlichen Züge des Körperbaues kehren in allen 4 Stadien wieder, die Mundwerkzeuge, die Ovalscheibenform und die undeutliche Gliederung des Körpers erleiden keine erhebliche Änderung und es kann daher in diesen Punkten eine Beschreibung des eben gehäuteten vierten Stadiums für alle anderen gelten. Dasselbe gilt von der Mehrzahl der inneren Organe, vom Nervensystem und Darm, von der Stamm-Muskulatur, vom Zirkulationssystem, den Mycetomen und dem Fettkörper.

Abänderungen erleiden, wie HARGREAVES schon geschildert hat, die Wachsdrüsen: die dorsalen Wachsborstenbildner erscheinen, ebenso wie

¹ Die anderen untersuchten Arten zeigen keine bemerkenswerten Abweichungen.

die Bildner der randständigen Wachsborsten, erst bei der 4. Larve, und die Drüsenzellen des Körperrandes scheiden ihre Wachspalisaden bei den ersten 3 Stadien nicht senkrecht, sondern schräg zur Unterlage ab.

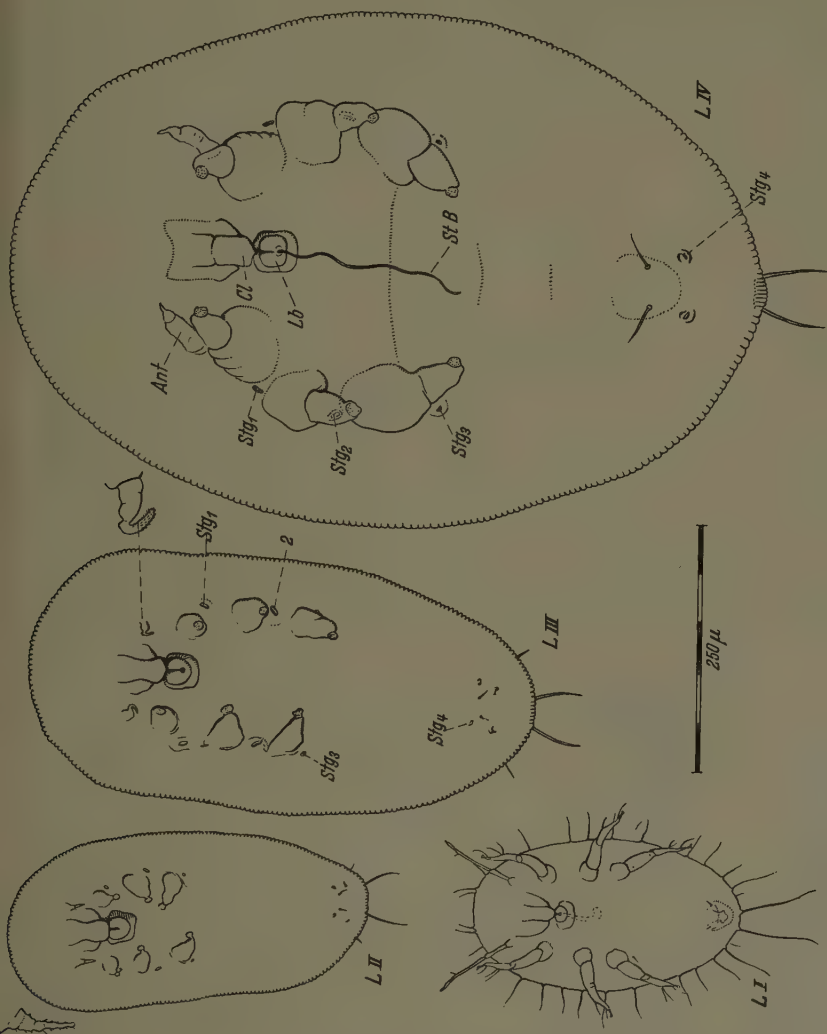


Abb. 1. Die 4 Larvenstadien (L I—L IV) von *Trialeurodes vaporariorum* in Ventralansicht, gleich stark vergrößert, Wachssekret entfernt.

Die Änderungen, die am Tracheensystem vor sich gehen, brauche ich hier nicht ausführlich zu besprechen, da eine auf sie bezügliche Arbeit von ROONWAL demnächst im Druck erscheinen wird¹. Es sei daher nur erwähnt, daß nach ROONWALS soeben erschienener vorläufiger Mitteilung

¹ ROONWAL: Quart. Journ. microsc. Sci. 1935.

das 1. Larvenstadium vielleicht ein hinteres Stigmenpaar mehr besitzt als die folgenden Stadien und daß beim 3. Stadium das 3. (1. abdominale) Stigmenpaar durch ein neues (2. abdominales) Paar ersetzt wird, das dann bestehen bleibt.

Was den äußeren Bau betrifft, so bleiben, wenn man von geringfügigen Änderungen in der Beborstung absieht, die bereits von

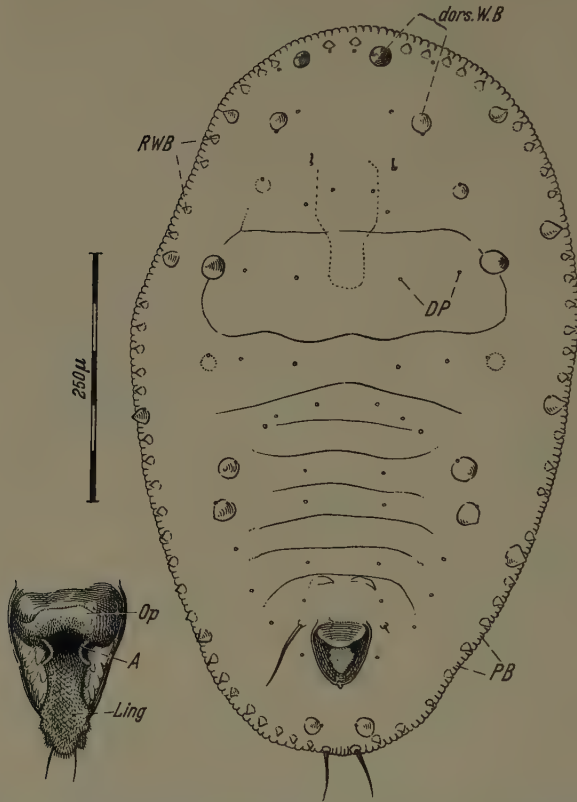


Abb. 2. Das 4. Larvenstadium von *Tr. vaporariorum* in Dorsalansicht nach Entfernung der Wachsgebilde. Daneben der Afterapparat stärker vergrößert.

HARGREAVES geschildert wurden, nur die Wandlungen im Bau der Extremitäten zu besprechen, die mit dem Aufgeben der Beweglichkeit zusammenhängen und dementsprechend eine regressive Entwicklung darstellen. Den wesentlichen Schritt tut diese Entwicklung bei der ersten Häutung, bei der zweiten ändern sich nur Kleinigkeiten, die Änderungen, die bei der dritten eintreten, sind, allerdings in sehr bescheidenem Maße, schon wieder progressiv und bereiten an ihrem Teil die tiefgreifenden Wandlungen vor, die sich am 4. Larvenstadium abspielen.

Die *regressive Entwicklung* besteht in einer nicht nur relativen, sondern auch absoluten Abnahme der Länge der Antennen und Beine (Abb. 1), die bei der beweglichen Junglarve *LI* schlank, aber durchaus larval gebaut sind und denen der Imago daher nur oberflächlich ähneln. Die Gliederung ist sehr primitiv, die Antennen sind, wenn man von dem sehr undeutlich abgegliederten Schaft absieht, zweigliedrig, an den Beinen kann man nur eine Coxa, ein Trochanterofemur, einen Tibiotarsus und eine gestielte Haftscheibe unterscheiden, die an Stelle des Praetarsus steht und, wie weiter unten sich zeigen wird, morphologisch offenbar einem Teil der Zugplatte (Unguitraktor) des imaginalen Beines entspricht (S. 283). Die Antennen werden bei den folgenden beiden Stadien sehr kurz, behalten aber die Zweigliedrigkeit bei, sie sind sozusagen nur noch Platzhalter. Bei der 4. Larve werden sie wieder erheblich länger und vor allem dicker. Ebenso zeigen die Beine, die bei der 2. und 3. Larve nur noch ungliederte, kegelförmige Stummel mit einer ganz kurz gestielten Haftscheibe darstellen, mit der dritten Häutung wieder 2 Glieder, deren eines dem Trochanterofemur mit Coxa und deren zweites, mit ungestielter Haftscheibe versehenes, dem Tibiotarsus mit Praetarsus der Junglarve homolog zu sein scheint (vgl. S. 283). Ebenso wie die Antennen sind auch die Beine der 4. Larve erheblich dicker geworden und bieten in ihrem geräumigen Inneren wenigstens etwas Platz für die sich nun entfaltenden imaginalen Extremitäten.

Die Entwicklungsvorgänge, durch die diese Abänderungen erzielt werden, sind als einfache Häutungsprozesse leichter verständlich als die Vorgänge, die sich in der Metamorphose mancher Paurometabolen (z. B. Psyllinen) abspielen. Sie bedürfen daher keiner eingehenden Besprechung.

II. Der Bau des 4. Larvenstadiums.

Unmittelbar nach der Häutung ist die 4. Larve im Umriß etwa eiförmig und ganz platt. Insbesondere an den Rändern ist der Körper sehr dünn, so daß er, da er sich hier ganz eng an die Unterlage legt, kaum von dieser sich abhebt. Die *Bauchseite* des Tieres, an deren dünner cuticularer Bedeckung keine Spur einer Segmentierung erkennbar ist, legt sich aber nicht mit ihrer ganzen Fläche so eng an die Unterlage, es bleiben vielmehr allerdings sehr niedere *Atemräume* zwischen beiden frei, in die die Stigmen münden und in denen auch die bereits beschriebenen Extremitäten genügend Spielraum für ihre aufs äußerste eingeschränkten Bewegungen finden. Der vordere, thorakale Atemraum ist paarig, in ihn münden die drei vorderen Stigmenpaare. Die Zugänge zu ihm befinden sich in der vorderen Hälfte des Körpers in Form von rinnenartigen Vertiefungen der Bauchfläche, die vom Körperrand medialwärts gehen und durch die an dieser Stelle etwas veränderten Randwachsdrüsen so mit Wachs ausgekleidet werden, daß flache, aber ringsum entwickelte Wachsrohren unter den Palisaden weg nach den Atemräumen führen (anterior breathing folds der englischen Autoren). Der hintere Atemraum,

in den die Hinterstigmen münden, reicht nach vorn nicht weit über diese hinaus und hat seinen Zugang in Gestalt einer vom Hinterrand ausgehenden, unpaaren, ebenfalls mit Wachs ausgekleideten Rinne (posterior breathing fold).

Die *Mundwerkzeuge* (Abb. 3), die zwischen den vorderen Teilen des Atemraumes ihren Platz haben, bestehen aus zwei auch äußerlich deutlich unterscheidbaren Teilen, dem Vorderkopf und der Stechborstenscheide (Labium, *Lb*)¹.

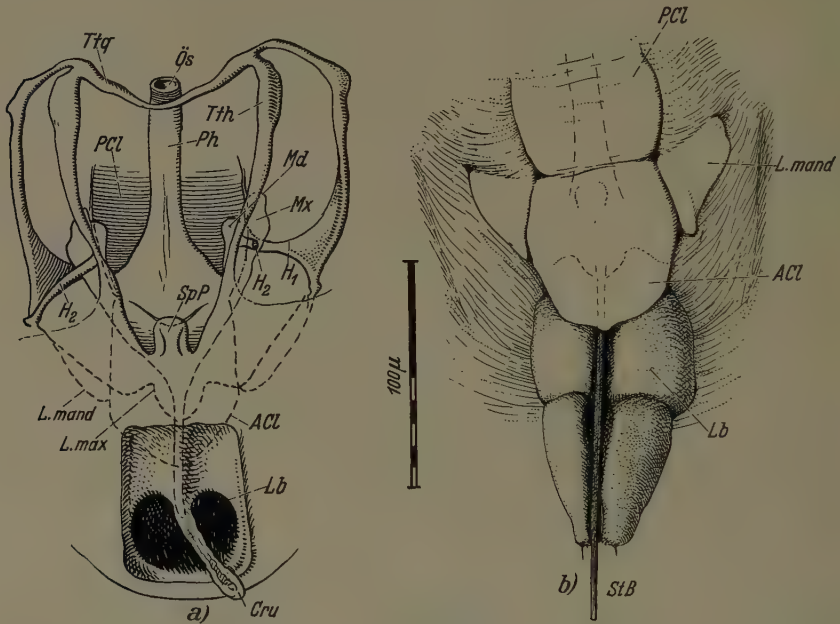


Abb. 3. Die Mundwerkzeuge des 4. Larvenstadiums von *Tr. vaporariorum*. Nur die skelettalen Teile sind (nach ROEPKE-Präparaten) dargestellt. *a* von der Dorsalseite (von innen) rechts ein Teil des Artikulationshebels der maxillaren Stechborste (*H₂*) entfernt. *b* von der Ventralseite, Stechborstenscheide *Lb* nach hinten gedrückt, Stechborstenbündel *SLB* aus seiner Führungsrinne hervortretend.

Vom *Vorderkopf* sind von außen nur ein Paar von *Laminae mandibulares* (*L. mand.*) und der Clypeus sichtbar, den eine quere Furche in einen Ante- und einen Postclypeus teilt. Der erstere, der infolge der stark hypognathen Stellung des Kopfes hinter dem letzteren liegt, enthält auch die morphologischen Werte des Labrums, der Postclypeus geht ohne scharfe Grenze in die weiche Bauchhaut über. Die *Laminae maxillares* sind von den benachbarten Hautpartien verdeckt, sie wie alle inneren Teile des Vorderkopfes gleichen in allen wesentlichen Zügen den entsprechenden Teilen der Imago. Insbesondere gilt das von den Stechborsten samt

¹ Näheres über die hier gebrauchten Bezeichnungen, über die Morphologie und Funktion der Mundteile der Hemipteren in meinen älteren Schriften (1928, 1929, 1930) und meinem Lehrbuch (1933). Nach dem letzteren richtet sich die Terminologie auch in den folgenden Abschnitten.

ihrer Artikulation *und ihren Muskeln* und von der Speichelpumpe (*SpP*) und der Mundsaugpumpe samt ihren Dilatatoren. Auch das Tentorium entspricht im ganzen dem der Imago, seine einzelnen Teile erscheinen aber dem letzteren gegenüber bei der Larve im Zusammenhang mit der anderen Kopfstellung gegeneinander verschoben (*Ttg*, *Tth*).

Weniger imagoähnlich ist die *Stechborstenscheide*. Während sie bei der Imago lang, schlank, viergliedrig und mit einem innenskeletalen Stab versehen ist, der durch Muskeln vorgestoßen werden kann und so die ganze Scheide plötzlich zu verlängern imstande ist, besteht sie bei der Larve nur aus 2 plumpen Gliedern. Das Grundglied ist im Grundriß (Abb. 3a) rechteckig, das Endglied, das nur wenige und sehr schwache Sinnesorgane trägt, ist kurz kegelförmig (Abb. 3b), beide bilden an ihrer Vorderseite die Rinne, in der das Stechborstenbündel (*StB*) läuft. An der Basis des Labiums stülpt sich vom tiefsten Punkt dieser Rinne eine dünnhäutige Crumena (*Cru*) ins Innere vor, die in Form und Funktion dem gleichbenannten Organ der Cocciden völlig entspricht, also als Behälter für das ruhende, eingezogene Stechborstenbündel dient (Näheres WEBER 1928). Sind die Stechborsten, wie das gewöhnlich der Fall zu sein pflegt, völlig ausgestreckt, ist also die Crumena leer, so schrumpft sie zu einem kleinen runzlichen Säckchen zusammen. Sie besitzt also anscheinend eine Längsmuskulatur, die aber nur sehr schwach sein kann.

Dicht hinter den 3 Beinpaaren liegt je ein *Stigmenpaar* (*Stg* 1—3) und außerdem findet sich noch ein viertes, besonders großes (*Stg* 4) im hinteren unpaaren Teil des Atemraumes. Das *Tracheensystem* ist bereits von WOODWORTH (1901) an *Dialeurodes citri* und von HARGREAVES an *Trialeurodes vaporariorum* beschrieben; es sei hier nur erwähnt, daß ein Paar von Längsstämmen den ganzen Körper vom 1. bis zum 4. Stigmenpaar durchsetzt, daß das letzte Stigmenpaar die reichste Zahl von Tracheen entsendet und daß Querverbindungen nur sehr spärlich entwickelt sind.

Auf der *Dorsalfläche* erkennt man im mittleren Teil deutlich die Grenzen der Thorax- und Abdominalsegmente. Ganz hinten liegt, flankiert von einem Paar in der Größe stark variierender Borsten, der Afterapparat, der in der Literatur schon öfters beschrieben ist (z. B. bei HARGREAVES).

Er ist in Abb. 2 geöffnet und geschlossen dargestellt, besteht aus einem dreieckigen gerahmten Feld, in das gegeneinander klappenartig beweglich ein breiter Deckel, das Operculum, und eine schmale, mit unechten Haargebilden dicht besetzte Zunge, die Lingula, eingelassen sind. Zwischen beiden liegt der After.

Hinter dem Afterapparat steht am Saum ein Paar kräftiger Borsten, zwischen denen der Zugang zum Atemraum liegt; symmetrisch auf der Dorsalfläche verteilt liegt eine Anzahl feiner kreisförmiger Öffnungen, die Dorsalporen. Außerdem liegen am Rand, dicht über den erwähnten Einkerbungen, insgesamt gegen 60 kleine und symmetrisch in bestimmter Anordnung über die Rückendecke verteilt 20—24 große kegelförmige Vorwölbungen, die ebenso wie die Randkerben und die Dorsalporen die cuticularen Teile von Wachsdrüsen darstellen.

Den feineren Bau der *Wachsdrüsen*, ihre Lage und Wirkungsweise erkennt man in Abb. 4. Die dorsalen großen Kegel enthalten (Abb. 4b)

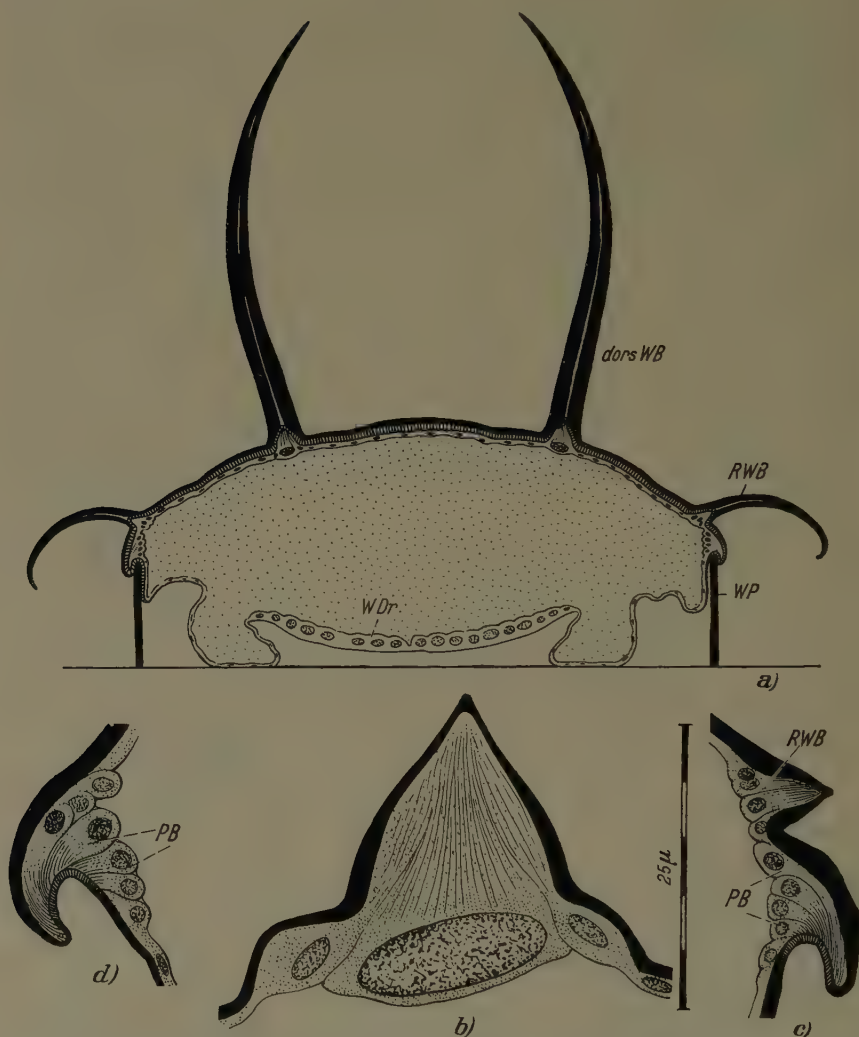


Abb. 4. Die Wachsdrüsen des 4. Larvenstadiums von *Tr. vaporariorum* und ihre Produkte. *a* Schematisierter Querschnitt durch eine am Blatt der Wirtspflanze sitzende ältere Larve. Nur die Epidermis und ihre Bildungen genauer dargestellt, um die Lage der Wachsdrüsen zu zeigen. Epidermis weiß mit Kernen, Cuticula schraffiert, Wachs schwarz gezeichnet. *dors. WB*, dorsale Wachsborsten, *RWB* Randwachsborsten, *WDr* imaginale Wachsdrüsen, *WP* Wachspalisaden. *b—d* Ausschnitte aus *a*, stärker vergrößert, Wachs entfernt, nicht schematisiert, Cuticula schwarz bis dick schraffiert. *b* dorsale Wachsdrüse (Wachsborstenbildner), *c* Randwachsdrüsen (Randwachsborstenbildner *RWB* und Palisadenbildner *PB*), *d* Palisadenbildner *PB*.

je eine sehr große und einen Kranz kleinerer Drüsenzellen, deren apikale Teile deutlich faserige Struktur haben. Ganz ähnlich ist der Bau der kleinen randständigen Kegel (*c*). Bei beiden Kegelformen, die übrigens

den ersten 3 Larvenstadien fehlen, scheint die Sekretion sich zunächst auf den zentralen, in die äußerste Spitze des Kegels hineingehenden Teil der Drüsenzellen zu beschränken, um erst allmählich weiter um sich zu greifen. Das Ergebnis der Sekretionstätigkeit ist jedenfalls die Bildung von leicht geschweiften bzw. gekrümmten, im basalen Teil mit einem äußerst engen Lumen versehenen, spitz zulaufenden Wachsborsten (Abb. 4a). Die Dorsalpori kann ich nur vermutungsweise als Teile von Wachsdrüsen deuten, deren Aufgabe die Bildung des feinen, in Abb. 4a kenntlichen Wachsüberzuges der Rückendecke ist; die zugehörigen Drüsenzellen konnte ich in meinen Schnitten nicht auffinden. In den Randeinkerbungen liegen in mehreren Reihen übereinander Zellen, die sich vor den gewöhnlichen Epidermiszellen nur durch größere Höhe und apikale Streifenstruktur als Drüsenzellen auszeichnen. Ihre Apikalteile stehen auf dem unmittelbar an den Saum angrenzenden, durch feine, senkrecht zur Oberfläche verlaufende Strukturierung gekennzeichneten Teil der ventralen Cuticula, der, leicht dorsalwärts eingebault, eine rings um den Körper laufende seichte Rinne bildet. Da die Kerben des Körpersaums bis in diese Rinne hineinreichen, da die Drüsenzellen ihr Sekret in die Rinne hinein abgeben und immer neues Sekret nachdringt, so entsteht zwischen je zwei Kerben ein immer länger werdender Wachspfeiler und im ganzen rings um den Körpersaum eine Wachspalisade, die im selben Maße höher wird, wie im Laufe der Entwicklung der Larvenkörper sich verdickt. So entsteht die für *Trialeurodes* und die meisten anderen Aleurodinen typische Dosenform der älteren, in der Umwandlung zur Imago begriffenen 4. Larve. (Näheres s. WEBER, 1931). Die Auskleidung der Atemrinnen s. S. 273.

Die Wachsgebilde und die ihnen zugrunde liegenden Drüsenstrukturen sind keineswegs bei allen Aleurodinen gleich. Die dorsalen Drüsen haben nach den Angaben von QUAINANCE und BAKER (1913) in der Subfamilie *Aleurodicinae*¹ sehr viel verwickelteren Bau als im vorstehenden an einem Vertreter der Subfamilie *Aleurodinae* beschrieben wurde, und die große Verschiedenheit der Wachsdecken und -anhänge geht aus den Abbildungen hervor, die sich in den Arbeiten von BEMIS und von QUAINANCE und BAKER (1913, 1916) finden.

Das Zentralnervensystem der Larve (Abb. 5) besteht wie das der Imago aus drei Ganglienmassen, dem Cerebralganglion (*Cer. Gg*), dem Subösophagealganglion (*SGg*) und der thorakoabdominalen Ganglienmasse (*BM*), die die drei thorakalen und eine unbestimmte Anzahl von abdominalen Ganglien enthält. Die drei Ganglienmassen, die durch 2 Paare von bandförmigen Konnektiven zu einer Einheit verbunden sind, füllen die vordere Hälfte der relativ dicken medialen Partie des Körpers fast völlig aus (Abb. 6a). Ihre Form und gegenseitige Lagerung richtet sich nach den beschränkten Raumverhältnissen: das relativ dünne, aber

¹ Z. B. bei *Aleuodicus*, *Paraleurodes* und *Leonardius*. QUAINANCE und BAKER beschrieben allerdings nur die cuticularen Teile der Drüsen.

breite Subösophagalganglion liegt so genau in dem niederen Raum, den die Mundwerkzeuge dorsal frei lassen, daß der dünne Oesophagus nur gerade noch Platz hat. Am Cerebralganglion läßt sich hinten deutlich das Tritocerebrum unterscheiden, die beiden großen Protocerebr-

lobi hängen stark nach vorn über und nützen so den freien Leibeshöhlenraum vor den Mundteilen aus. Die beiden Labralnerven (OLN), die die paarigen, das wohlentwickelte epipharyngeale Sinnesorgan (*epi*) versorgenden Buccalganglien (*BuccGg*) bilden, entspringen, infolge dieser Lagerung des Cerebralganglions, sehr weit hinten an der Ventralseite des letzteren. Den Bau des stomatogastrischen Systems konnte ich nicht genau klarlegen.

Die Larven besitzen jederseits zwei dicht zusammenliegende Einzelaugen, deren geringe Größe eine Untersuchung unmöglich machte. Die Lobi optici sind dementsprechend nur kleine, mit dem Cerebralganglion durch einen dünnen Nerv verbundene Knoten (Abb. 5 *L. opt. L.*).

Der Darmkanal bleibt, ebenso wie das Central-

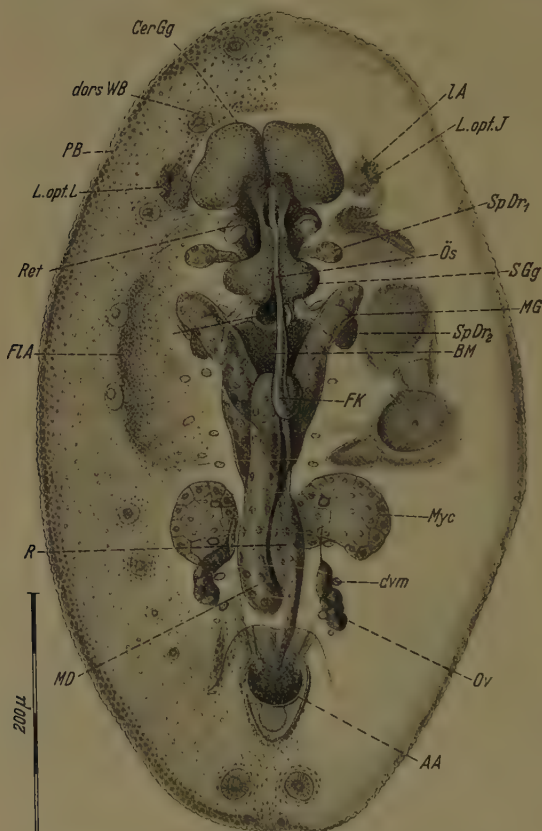


Abb. 5. 4. Larvenstadium (♀) von *Tr. vaporariorum*, ganz kurz nach der Häutung, nach einem mit Alaunkarmin gefärbten Präparat in Dorsalansicht dargestellt. Rechts sind die Epidermiszellen und der Fettkörper weggelassen, so daß die Extremitäten sichtbar sind.

nervensystem, auf den medialen, am wenigsten abgeplatteten Teil des Körpers beschränkt und paßt sich den beengten Raumverhältnissen in der Lagerung seiner Teile an. Er breitet sich also mehr in der Ebene als im Raum aus, gleicht aber im übrigen völlig dem imaginalen Darm (Abb. 5, 6a, 8).

Der Vorderdarm beginnt mit einer Mundpumpe, die durch serial angeordnete, am Postclypeus entspringende Dilatatoren (*m. dil.*) in Tätigkeit gesetzt wird und von der Spitze des Vorderkopfes nach vorn und dorsalwärts verläuft. An sie schließt

sich der eigentliche Pharynx (Hinterpharynx, WEBER 1934) an, der, in die enge Speiseröhre (*Ös*) ohne scharfe Grenze übergehend, über den Querarm des Tentoriums weg (*Ttg*, Abb. 3 a) nach rückwärts umbiegt. Der Endteil der langen Speiseröhre bildet mit dem Anfangsteil des Hinterdarms die Filterkammer (*FK*), die wir in verschiedener Form bei den meisten Homopteren antreffen, er geht in den dicken *Mitteldarm* (*MD*) über, der eine große Schleife bildet und am Ende die beiden ebenfalls dicken MALPIGHI-Gefäße (*MG*) trägt. Zwischen den basalen Teilen der letzteren beginnt der *Hinterdarm*, der als schlankes Rohr zunächst die Filterkammer im Bogen durchsetzt, dann frei nach hinten geht, sich zur Rectalblase (*R*) erweitert und endlich, wieder dünn geworden, zwischen Lingula und Operculum ausmündet.

Die *Speicheldrüsen* bestehen aus einem Paar von Vorder- und einem Paar von Hinterlappen (*SpDr*₁ und ₂). Die kleineren Vorderlappen, die kugelförmig sind, liegen links und rechts vom Vorderkopf. Die Hinterlappen sind ellipsoidförmig, aus kleineren Zellen zusammengesetzt als die Vorderlappen und liegen ventral vor den Enden der MALPIGHI-Gefäße. Die Ausführungsgänge der Vorder- und Hinterlappen einer Seite verlaufen, soweit ich feststellen konnte, nach der Mitte zu und treffen sich. Der so entstandene einheitliche Gang verschmilzt mit dem gegenüberliegenden und das ganze System mündet mit einem unpaaren Gang in die Speichelpumpe (*SpP*, Abb. 3).

Das *Herz* (*H*, Abb. 6) gleicht vollkommen dem der Imago, es besitzt 1 Ostienpaar, eine unpaare hintere Öffnung, 3 schwache Flügelmuskelpaare und 4 paarige Gruppen von Perikardialzellen. Nach vorn geht es in eine einfach röhrenförmige, bis in den Thorax reichende Aorta über. Die *Fettzellen* sind nicht zu Lappen vereint, sie füllen, einzeln nebeneinander liegend, die Lücken zwischen den inneren Organen und die niederen Leibeshöhlenräume der Randpartien aus. Eingestreut finden sich zwischen ihnen zahlreiche, meist zu Gruppen vereinte *Oenocyten* (*Oen*, Abb. 11), die im hinteren Teil des Abdomens teilweise die Verbindung mit der Epidermis aufrechterhalten. Links und rechts von der Mitteldarmschleife liegen die von 2 Dorsoventralmuskelpaaren durchsetzten, abgeplatteten, aus großen Zellen bestehenden gelben *Mycetome* (*Myc*), deren Rolle und Schicksal schon von BUCHNER genau geschildert wurden (1918).

Die *Geschlechtsorgane* werden im folgenden Abschnitt im Zusammenhang besprochen.

B. Die Verwandlung des 4. Larvenstadiums in die Imago.

Die äußerlich sichtbaren Veränderungen, die das 4. Larvenstadium bis zum Schlüpfen der Imago erleidet, beschränken sich auf eine allmähliche Erhöhung des Körpers, mit der die Bildung der randständigen Wachspalisaden Schritt hält, so daß die Larve schließlich wie eine ovale Dose mit senkrechten wächsernen Seitenwänden sich auf der Unterlage erhebt. Über den Rand der Rückendecke krümmen sich nach unten



Abb. 6. Annähernd median geführte sagittale Längsschnitte durch Larven von *Tr. vaporariorum* im 4. Stadium. *a* weibliche Larve kurz nach der Häutung (etwa wie Abb. 5). *b* männliche Larve auf einer weiter fortgeschrittenen Entwicklungsstufe, größte Höhengröße des Körpers schon fast erreicht. Der Fettkörper ist in beiden Abbildungen fast ganz weggelassen, die larvale Cuticula ist schwarz, und wo sie tangential getroffen ist, dicht schraffiert dargestellt, die Epidermis ist in *b* ganz dunkel, unregelmäßig schraffiert.

die kleinen Wachsborsten, gekrönt wird das Ganze durch die geschweiften, auf der Rückendecke verteilten langen Wachsborsten. In diesem Zustand verharret die Larve, bis die Imago schlüpft.

Bei der Schilderung der Vorgänge, die sich innerhalb der Larvenhülle abspielen, geht man am besten von der Bildung der imaginalen Anhänge aus, um dann über die Metamorphose der Körperform zur Entwicklung der inneren Organe zu gelangen.

I. Die Ausbildung der imaginalen Körperanhänge.

Nach der Art ihrer Entwicklung, zumal nach dem Grad der notwendigen Veränderung larvaler entsprechender Körperbezirke kann man unter den imaginalen Anhängen folgende drei Gruppen unterscheiden:

1. Zur *ersten Gruppe* gehören die Anhänge, die bei der Larve im wesentlichen schon die gleiche Ausbildung und Form haben wie bei der Imago und die höchstens in ihrer Größe, in den Lagebeziehungen ihrer Teile oder auch nur in der feineren Skulptur Abänderungen erleiden. Die Entwicklung besteht hier in einer einfachen Häutung, die neue imaginale Cuticula bildet sich erst kurz vor dem Schlüpfen, die Epidermis kann deshalb wenigstens an den Muskelansatz- und -ursprungsstellen bis zum Zeitpunkt des Schlüpfens in Verbindung mit der larvalen Cuticula bleiben und die Muskeln behalten daher ebensolange die Funktionsfähigkeit. Die Muskulatur geht dementsprechend bei den hierher gehörigen Teilen ohne wesentliche Änderung auf die Imago über. Dieser Entwicklungstyp ist bei den Paurometabolen der übliche und, nebst Vorgängen, die zu den folgenden Gruppen überleiten, von mir an *Psylla mali* genauer geschildert (l. c. 1929). Es gehören hierher:

a) Der *Afterapparat*, der so gut wie unverändert auf die Imago übergeht und tatsächlich erst im letzten Augenblick gehäutet wird (vgl. Abb. 6b). Er stockt denn auch nur während des Schlüpfens in seiner Tätigkeit.

b) Der *Vorderkopf*, dessen Entwicklung sich grundsätzlich gleich vollzieht wie bei *Psylla*. Die imaginalen Stechborsten bilden sich in der üblichen Weise in retortenförmigen Organen, die Muskeln behalten daher, wie ich 1929 zeigte, ebenso ihre Funktionsfähigkeit wie die Dilatatoren der Mundpumpe, deren Ursprungsstelle am Clypeus sehr lange in Verbindung mit der larvalen Cuticula bleibt und so einen Fixpunkt bildet (Abb. 6b, *m.dil.*). Wenn trotzdem die Nahrungsaufnahme in der zweiten Hälfte des Lebens der 4. Larve stockt, rührt das vermutlich von den Veränderungen her, die die Stechborstenscheide und die Crumena erleiden (s. unten). Kaum verändert werden die Artikulationshebel der Stechborsten und des Tentoriums. Beim letzteren wird der Querarm kürzer und die Winkel, die die einzelnen Balken miteinander bilden, verschoben sich.

2. Die *zweite Gruppe* wird von den Antennen, der Stechborstenscheide und den Thorakalbeinen gebildet, also von Anhängen, die bei der Larve

zwar vorgebildet sind, die aber sehr bedeutend an Größe zunehmen und außerdem die reichere Differenzierung und Gliederung der imaginalen Teile zu entwickeln haben.

a) *Die Beine.* Die Epidermis der larvalen Beine, die unmittelbar nach der Häutung eng an der von ihr gebildeten cuticularen Hülle lag (Abb. 5), löst sich bald von ihr los (Abb. 10a) und beginnt, indem ihre Zellen höher und stärker färbbar werden, die Faltungs- und Wachstumsvorgänge

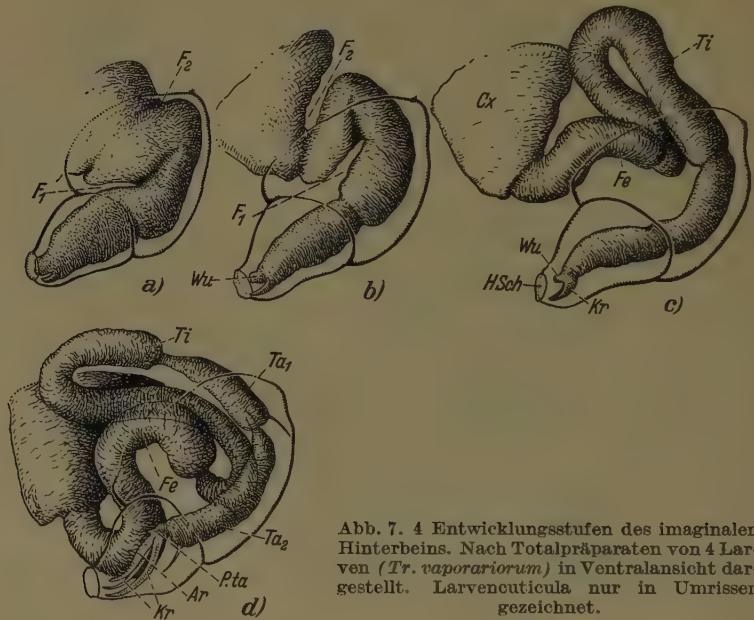


Abb. 7. 4 Entwicklungsstufen des imaginalen Hinterbeins. Nach Totalpräparaten von 4 Larven (*Tr. vaporariorum*) in Ventralansicht dargestellt. Larven cuticula nur in Umrissen gezeichnet.

zu zeigen, die in Abb. 7 dargestellt sind. Durch die Bildung zweier Falten (F_1 , F_2), die rasch tiefer in den plumpen larvalen Anhang einschneiden, kommt es zur Ausbildung einer Doppelkrümmung des Beins, das gleichzeitig dadurch schlanker und länger wird. Die Verlängerung wird durch einfaches, mit Zellvermehrung verbundenes Längenwachstum immer mehr gesteigert, das Bein krümmt sich, da es in seiner alten cuticularen Hülle nicht mehr genügend Raum findet, in den zwischen der Larvenhülle und dem in Ausbildung begriffenen imaginalen Körper gelegenen Hohlraum hinein, der inzwischen durch die weiter unten geschilderte Höhlenbildung entstanden ist. Dort legt es sich in Schlingen, deren Form schon durch die erste Faltenbildung ziemlich festgelegt ist und nur geringe individuelle Verschiedenheiten zeigt. Je weiter die Entwicklung fortschreitet, um so stärker krümmen sich die Beine, deren Schlingen, übereinander liegend, die ihnen zur Verfügung stehenden Hohlräume ausfüllen (Abb. 9b—d). Gleichzeitig wird durch Bildung und allmähliche

Vertiefung von Ringfalten die imaginale Beingliederung erreicht (Abb. 7c, d) und die Muskulatur angelegt. Da die Muskulatur, die bei anderen Formen die Homologien der Beinglieder schon früh zu erkennen erlaubt, erst so spät sich ausdifferenziert und da die Ringfalten am Bein sich erst zu einer Zeit zeigen, da das Bein sich aus der larvalen Hülle größtenteils gelöst hat, ist es nicht möglich, mit vollkommener Sicherheit die beiden Abschnitte des larvalen Beins mit denen des imaginalen zu vergleichen. Es scheint jedoch die auf S. 273 bereits ausgesprochene Deutung

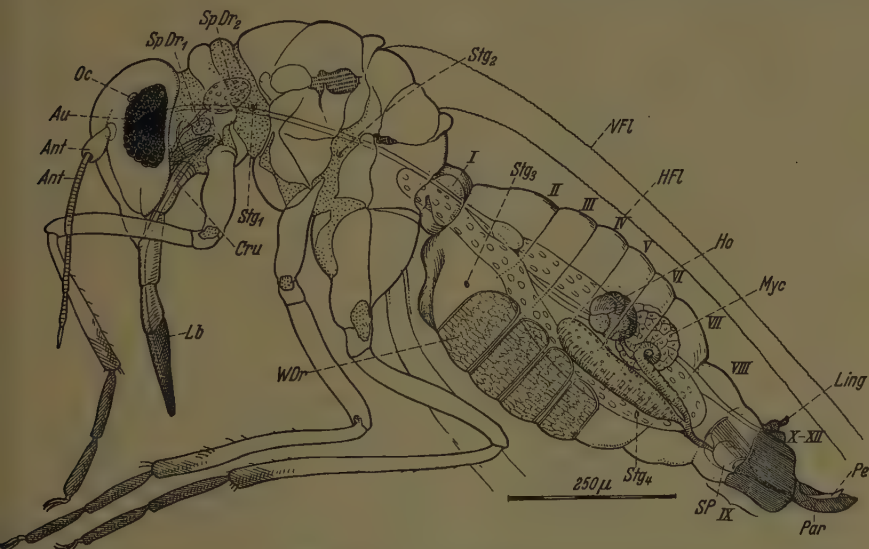


Abb. 8. Männchen von *Tr. vaporariorum*, nach einem durchsichtigen Präparat in Seitenansicht dargestellt, um einen Überblick über die imaginale Organisation zu geben. Flügel nur zur Hälfte angedeutet.

die richtige zu sein. Die beiden Falten F_1 und F_2 haben jedenfalls mit der Beingliederung nichts zu tun, sie ermöglichen nur die erste Aufteilung der für die Beinbildung zur Verfügung stehenden Epithelmassen. Besonders großer Umwandlungen bedarf es zur Bildung der imaginalen Bein Spitze, die bis zum Schlüpfen in der larvalen Beinhülle stecken bleibt. Wie Abb. 7 zeigt, sind die Krallen der Imago Neubildungen, die etwas proximal von dem Epithelwulst, der sich aus der Haftscheibe zurückgezogen hat, auf der Streckseite der Beinanlage sich hervorstülpen. Anscheinend gilt dasselbe von dem unpaaren prätersalen Haftapparat, dem Arolium (*Ar*). Der Epithelwulst, der der Haftscheibe entspricht, schrumpft allmählich zu einem kleinen Fortsatz, der am imaginalen Bein als distaler Teil des Endapparates der Krallensehne, der Zugplatte (Unguitraktor) sichtbar bleibt. Die Haftscheibe entspricht also offenbar der Plantarseite des Praetarsus (*Pta*) der Imago.

Von dem Augenblick an, wo das Epithel sich aus der Haftscheibe zurückgezogen hat, kann diese, deren Wirkung auf Adhäsion durch ein feuchtes Sekret gestellt ist, nicht mehr funktionieren. Zu dieser Zeit haben aber bereits die Wachspalisaden sich zu bilden begonnen, die die Larve an der Unterlage zur Genüge befestigen.

b) Nach dem gleichen Prinzip wie die Beine bilden sich die *Antennen* aus, sie legen sich, wie Abb. 9b—d zeigt, in Schleifen und liegen zuletzt, S-förmig gekrümmt, zu beiden Seiten des Kopfes.

c) Die lange, aber äußerst schlanke *Stechborstenscheide* der Imago (Abb. 8 Lb) bildet sich, wie Abb. 6b zeigt, in genau der gleichen Weise. Sie krümmt sich, während sie in die Länge wächst, in einem Bogen nach hinten und gewinnt im übrigen Raum durch die Entstehung der tiefen Einschnürung zwischen Kopf und Thorax. Die larvale *Crumena*, die wir oben schon als weichhäutigen, dehnbaren Sack kennengelernt hatten, hat ihre Funktion, die Aufnahme des in Schleifenform zurückgezogenen Stechborstenbündels, unmittelbar nach der Häutung zum letzten Male erfüllt, und hat dann nur noch Teile des Borstenbündels aufzunehmen gehabt¹. In der zweiten Hälfte des Lebens der 4. Larve bleibt das Stechborstenbündel im Pflanzengewebe stecken und dient nur noch zur Verankerung. Jetzt wird nämlich auch ein partieller Rückzug unmöglich, denn die *Crumena* streckt sich, wächst in die Lücke zwischen dem Subösophagalganglion und thorakoabdominaler Ganglienmasse hinein (Abb. 6a, b) und wird, indem sie eine cuticulare Schicht („Intima“) abscheidet, zu einem innskeletalen, sehr englumigen Stab, der sich ganz gerade streckt und die unmittelbare Fortsetzung des sklerotisierten Bodens der Rinne bildet, die sich über die ganze Vorderseite der Stechborstenscheide hinzieht und in der das Borstenbündel läuft. Der innskeletale Stab (Abb. 8, *Cru*) ist also, wie ich früher (1928) schon vermutete, nichts anderes als eine ausgewachsene, steif und zur Aufnahme der Stechborstenschleife untauglich gewordene *Crumena*. Ob seine Muskulatur genetisch etwas mit der Wandmuskulatur der larvalen *Crumena* zu tun hat, konnte ich nicht feststellen.

3. Zur *dritten Gruppe* gehören die Anhänge, die bei der Larve in keiner Form vorgebildet sind, also die Flügel und die äußeren Geschlechtsorgane. Ihre Entwicklung entfernt sich naturgemäß am weitesten vom Schema der einfachen Häutung.

a) Der *Flügelentwicklung* geht die Bildung eines Paares von Falten voraus, die dicht oberhalb der Basis der Mittel- und Hinterbeine sich an der Ventralseite anlegen (Abb. 10a). Die Falten sind äußerst eng, sie dringen in leichtem Bogen rasch nach der Dorsalseite empor, biegen

¹ Die Stechborsten werden bei jeder Häutung maximal ausgestreckt (ausgezogen), wie ich an *Psylla* 1929 zeigte. Im ersten Teil ihres Lebens stellt dann die 4. Larve noch vielfach verzweigte Stichkanäle her (WEBER, 1931), wobei das Borstenbündel aber selten einen völligen Rückzug unternimmt.

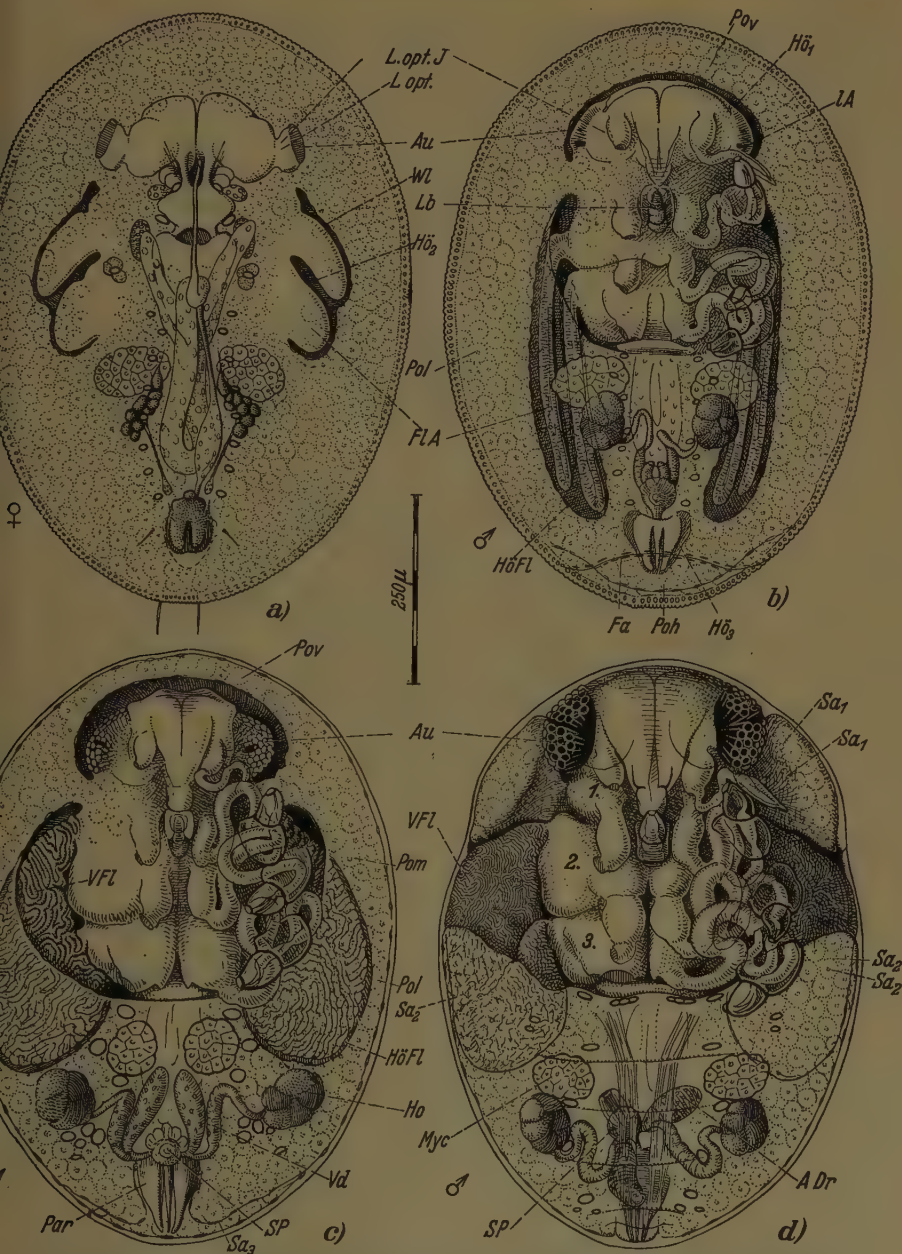


Abb. 9. Totalpräparate verschieden weit entwickelter 4. Larven von *Tr. vaporariorum* in Dorsalansicht (a) bzw. Ventralansicht (b, c, d), etwas vereinfacht dargestellt (nach Karminpräparaten). a Flügelanlagen eben ausgebildet. b Flügelanlagen maximal gestreckt. c Flügelanlagen grob gefaltet und verkürzt, Kopf annähernd fertig ausgebildet. d Imago annähernd fertig ausgebildet, Flügel (fein gefaltet) fertig, Randpolster durchbrochen und zu Säcken umgebildet, aber noch nicht ganz eingezogen.

medialwärts um und laufen endlich parallel zur Rückendecke aufeinander zu. Es entsteht so ein Paar von sehr engen Spalten oder Hohlräumen ($Hö_2$), die mit Epithel ausgekleidet sind. Die laterale Epithelwand (Wl) wird äußerst dünn, sie dient nur der Begrenzung der durch die Faltenbildung abgeschnürten seitlichen Teile der larvalen Leibeshöhle. Ihre Zellen bleiben dementsprechend spärlich an Zahl und ihre Kerne werden sehr flach. Die mediale Wand dagegen wird zur Seitenwand des in Bildung begriffenen imaginalen Pterothorax, ihre Zellen nehmen an Zahl stark



Abb. 10. Querschnitte durch die Gegend des Metathorax *a*) von einer Larve auf der gleichen Entwicklungsstufe wie Abb. 9*a* und 11*b*. *b*) von einer Larve auf der gleichen Entwicklungsstufe wie Abb. 11*d* (etwa zwischen Abb. 9*b* und *c*).

zu und werden hoch, am höchsten im dorsalen Teil, wo die Falte medialwärts umbiegt. Hier entstehen nämlich als einfache, abgeflacht sackförmige Ausstülpungen die Flügel, an die sich die laterale dünne Wand (Wl) zunächst ziemlich eng legt. Die Flügelanlagen wachsen sehr rasch in die Länge und drängen sich nach rückwärts dicht unterhalb der cuticularen Rückendecke immer weiter in die larvale Leibeshöhle hinein. Die beiden lateralen Falten, die unterdessen in der Thoraxgegend dorsal mit der epithelialen Rückendecke verschmolzen sind und so einerseits den Rückenschluß des imaginalen Thorax hergestellt, andernteils die lateralen Partien (Pol) der larvalen Leibeshöhle im Thorax von der mittleren Partie völlig abgeschnürt haben (Abb. 10*b*), dehnen sich im gleichen Maß, wie die Flügel in die Länge wachsen, nach rückwärts aus. Es bildet sich so, wie man in Abb. 9*b* und 11 verfolgen kann, ein Paar von Höhlen ($HöFl$) auf dem Rücken des Abdomens, die zur Zeit ihrer größten Länge beinahe die Hinterleibsspitze erreichen und in denen die

beiderseitigen Flügelanlagen ruhen. Diese sind zunächst ganz gestreckt und ziemlich dick. Ihre Bildungszellen zeigen jetzt basal weite Interzellularlücken und bieten so, da die Grundmembranen der beiden Flügelflächen bald verschmelzen, den üblichen, schon öfters beschriebenen Anblick (Abb. 11c oben). Auch die weitere Entwicklung des feineren Aufbaues vollzieht sich in der üblichen Weise (vgl. WEBER, 1933, S. 137). Indem die Flügelanlagen weiter wachsen, falten sie sich zunächst grob und dann immer feiner (Abb. 9c, d, 11 d, e) und werden dabei wieder kürzer. Schließlich liegen sie in den beiden genannten Höhlen, die im Thorax von der Ventralseite nach der Dorsalseite durchgehen, im Abdomen aber nur am Rücken (zunächst in Spaltform, Abb. 11b—d) offen sind, als breite, sehr fein gefaltete Ballen, d. h. in dem Zustand, in dem sie die schlüpfende Imago noch zeigt (WEBER, 1931). Im Abdomen zeigen beide Wandseiten der Höhlen jene dünnepitheliale Beschaffenheit, die stark an die Auskleidung der Amnionhöhle des Insekteneies erinnert. Dieser Ähnlichkeit entspricht auch das fernere Verhalten der Höhlenwände (s. unten).

b) Gleichzeitig mit den ersten Schritten zur Flügelbildung beginnt im Abdomen auf der Ventralseite, in der Gegend des 8. und 9. Segments¹ eine Verdickung des Epithels und eine Faltenbildung (Abb. 6a, GA), die schließlich zur Entstehung einer unpaaren Höhle führt (Abb. 6). Diese Höhle, deren ventraler Eingang sich zu einem Querspalt verengt (Abb. 9b), hat als Rückwand wieder ein sehr dünnes Epithel, die Vorderwand enthält im dorsalen Teil die schon vorher angedeuteten Anlagen der ektodermalen Teile der Geschlechtswege, die sich (s. unten) nun immer mehr differenzieren, und sie bildet außerdem als einfache Ausstülpungen die *äußeren Geschlechtsorgane*. Beim Männchen entstehen aus einer paarigen, zunächst stummelförmigen, dann immer spitzer werden Anlage die beiden Parameren (*Par*) und aus einer unpaaren Anlage der Penis (*Pe*), der an seiner Spitze die Geschlechtsöffnung trägt. Beim Weibchen entstehen in entsprechender Weise eine unpaare Gonapophyse, die aus der ungeteilt bleibenden Anlage des medialen hinteren Gonapophysenpaares entsteht und eine paarig angelegte und paarig bleibende vordere Gonapophyse. Die Genitalanhänge werden schließlich so lang, daß sie bis in die äußerste Spitze des Hinterleibs hineinreichen und die hintere Abgrenzung der Höhle, die, wie Abb. 6a zeigt, eine polsterartige Epithelduplikatur darstellt (*Poh*), nach den Seiten auseinanderdrängen (Abb. 9c und S. 292, Abb. 12).

In den drei besprochenen Gruppen zeigt sich eine zunehmende Komplikation der Entwicklungsvorgänge. Von der einfachen Häutung in Gruppe I, die in nichts von der einfachsten Paurometabolie verschieden

¹ Wegen der unvollkommenen Gliederung der Ventralwand lassen sich genauere Angaben schwer machen. Was zu erkennen und zu erschließen ist, wird weiter unten (S. 292) näher dargelegt werden.



Abb. 11. Querschnitte durch das Abdomen von 4. Larven von *Tr. vaporariorum*. *a b* von einer Larve, die in der Entwicklungsstufe zwischen Abb. 9a und b steht. Der Schnitt *a* liegt weiter hinten als *b*. *c* von einer im Alter zwischen Abb. 9b und c stehenden Larve. *d* von einer mit Abb. 9c etwa gleichaltrigen Larve. In *d* sind die lateralen Randpolster in Rückbildung begriffen. Cuticula durchweg schwarz gezeichnet.

ist, steigert sich die Komplikation zu der Entfaltung langer imaginaler Anhänge in dem Raum zwischen der larvalen Cuticula und der von ihr losgelösten Epidermis (Gruppe 2) und schließlich bis zum Versinken von Imaginalanlagen in eigens gebildete Höhlen bei Gruppe 3. Parallelen zu den Vorgängen in Gruppe 3 finden wir nur bei den Holometabolen und bei den ihnen gerade in diesem Punkt sehr ähnlichen Parametabolen. Die Flügelanlagen unserer Objekte gleichen z. B. im ganzen den „reversen Flügelanlagen“, die für die Planipennier, die Lepidopteren und einige andere Holometabolen bezeichnend sind. Vorgänge, wie die der Gruppe 2 findet man, allerdings in etwas einfacherer Form bei solchen Paurometabolen, bei denen die larvalen Extremitäten relativ viel kleiner und weniger gegliedert sind als die imaginalen, z. B. bei den Psyllinen, aber auch bei gewissen Holometabolen, z. B. bei den Mecopteren, vollzieht sich die Bildung gewisser Körperteile (Rostrum bei *Panorpa* z. B.) in ganz ähnlicher Weise. *Das Besondere an der Allometabolie sind also weniger die einzelnen Vorgänge als die Tatsache, daß so verschieden verwickelte Prozesse an einem Objekt nebeneinander hergehen, daß Züge, die für sich allein auf Holometabolie hinwiesen, mit solchen gekoppelt sind, die auch bei einfachster Paurometabolie vorkommen könnten. Bezeichnend ist ferner die schon erwähnte, aber jetzt bereits besser verständliche Tatsache, daß sich all die Wandlungen der Körperanhänge in einem „Arbeitsgang“ abspielen, daß z. B. die Flügel in ihren eben gebildeten Höhlen neu angelegt, gestreckt, gefaltet und ausdifferenziert werden, ohne daß eine Häutung den Vorgang unterbricht, und daß im gleichen Entwicklungsgang die Höhlen, in denen die Anhänge angelegt wurden, wieder zum Verschwinden gebracht werden.*

II. Die Ausbildung der imaginalen Körperform und -gliederung.

Mit der Entstehung und dem Schwund der im vorstehenden erwähnten Höhlen hängt die Ausbildung der Körperform der Imago aufs engste zusammen. Daß die Umgliederung des larvalen in den imaginalen Körper einen gewaltigen Sprung bedeutet, zeigt ein Vergleich der Abb. 5 und 8. Dabei handelt es sich weniger um die Zunahme der Körperlänge (von 0,7 auf 1,25 mm im Mittel), denn ein Wachstum in diesem Ausmaß kann auch bei einfachen Häutungen vorkommen (Abb. 1, *L III—L IV*), als vielmehr um die Verwandlung des platten, breiten, ovalen Larvenkörpers in den nach der Höhendimension wenigstens ebensogut wie nach der Breite entwickelten, jedenfalls absolut weniger breiten, durch zwei tiefe Einschnürungen deutlich in Kopf, Thorax und gestielten Hinterleib gegliederten Imaginalkörper (Abb. 8).

Der erste Schritt zu dieser Verwandlung geschieht mit der oben schon geschilderten Bildung der paarigen ventralen Falten im Thorax (Abb. 10).

Indem sich diese Falten bis zur Rückendecke empordrängen und diese erreichen, gliedern sie aus dem Larventhorax eine mittlere Zone

völlig heraus, die die Breite des imaginalen Pterothorax hat und nur noch in die Höhe zu wachsen braucht, um auch in dieser Richtung das imaginale Verhalten zu erreichen. Das Höhenwachstum geschieht aber nicht nur in dieser thorakalen Zone, vielmehr wird, während sich die Anhänge des Körpers anlegen und ausbilden, der ganze Larvenkörper ständig höher, und zwar, wie die Abb. 5 a, 6, 10 und 11 zeigen, unter leichter Wölbung der cuticularen Rückendecke und starker Vorwölbung der dünnen Bauchdecke. Durch die Bildung der thorakalen Seitenhöhlen, die vorn bis zum Prothorax ausschließlich, hinten bis zum 1. Abdominalsegment einschließlich reichen, ist nicht nur die Flügelbildung und die Verlängerung der Beine ermöglicht worden, sondern es sind auch, als einfache Folge der Erzielung der geringeren Breite des imaginalen Körpers, die lateralen Partien des Larvenkörpers abgedrängt, abgeschnürt worden. Zu gleicher Zeit vollzieht sich im Kopfabschnitt der Larve eine weitere Hohlraumbildung und Abschnürung eines Randteiles. Die Höhlung, die auf der Ventralseite des Thorax mit der Loslösung der Epidermis von der Cuticula entstand und im Zusammenhang mit der Beinbildung immer weiter wurde, dehnt sich schon früh nach vorn, bis zur Stechborstenscheide und von da fortlaufend an die Seiten des Kopfes aus. In der Clypeusgegend bleibt die Epidermis zunächst noch in Verbindung mit der Cuticula (Abb. 6 b), dorsal davon dehnt sich aber die Höhlung immer weiter aus, bis sie schließlich bis zu den dorsal verschmolzenen thorakalen Seitenhöhlen gelangt ist. Es wird dabei eine vordere Randzone des Larvenkörpers abgeschnürt (Abb. 9 b) und der Imaginalkörper wird so wenigstens bis zum Ansatz des Abdomens in groben Zügen schon erkennbar. Immer deutlicher wird die imaginale Gliederung, wie Abb. 6 b und 9 b, c zeigen, durch Bildung der immer tiefer werdenden, zunächst lateral und auf der Ventralseite deutlicheren thorakoabdominalen Einschnürung, durch die Ausbildung der Pleural- und Hüftteile der Beine mit ihrer Muskulatur (Abb. 6 b, 10 b), durch die Ausbildung der Stechborstenscheide und der ventralen Einschnürung zwischen Kopf und Thorax und durch die immer deutlicher werdende Veränderung der Lage der Kopfachse, der Umstellung von äußerster Hypognathie auf Orthognathie mit etwas hypognather Haltung (Abb. 6 a, b). Gleichzeitig wird mit der Abgrenzung des imaginalen Kopfes die Ausbildung der Augen (s. unten) und mit der Erweiterung des Hohlraumsystems die zunehmende Verlängerung der Antennen, der Stechborstenscheide und der Beine möglich.

Während sich so im mittleren Teil der Kopfthoraxpartie immer klarer der imaginale Körper herausgliedert, bleiben die abgegliederten vorderen und seitlichen Teile des Larvenkörpers, die wir im folgenden als *Randpolster* bezeichnen wollen, zunächst unverändert in Tätigkeit (Drüsen, Stigmen, s. unten). Ihr Hohlraum, der nur Fettzellen enthält, bleibt mit dem zentralen und hinteren Teil der Leibeshöhle, aus dem die Leibes-

höhle der Imago wird, in offener Verbindung. Zwischen der Höhle, die den imaginalen Kopf umgibt ($H\ddot{o}_1$) und den beiden thorakalen, die Flügelanlagen enthaltenden Seitenhöhlen ($H\ddot{o}_2$ und $H\ddot{o}Fl$) bleibt nämlich dorsal eine Brücke bestehen, die die Randpolster mit dem imaginalen Prothorax verbindet. Außerdem setzen sich die paarigen Randpolster nach hinten ohne Unterbrechung in die lateralen Teile des Abdomens fort (Abb. 9 b—c). Diese Verbindungen bleiben auch weiter bestehen. Im gleichen Maße aber, wie der imaginale Kopftoraxkomplex in die Länge wächst und wie die Flügelanlagen umfangreicher werden, drängen sie sich mehr und mehr in die Randpolster hinein und drängen diese schließlich auseinander. Der imaginale Kopf drängt gegen das unpaare vordere, von Fettzellen erfüllte Polster (Abb. 6 b), die innere Epidermislage des Polsters, das die gleiche dünnhäutige Beschaffenheit zeigt wie die Innenwände der Seitenpolster (s. S. 286), wird so in der Mitte gegen die äußere Epidermishülle gedrückt, verschmilzt mit ihr und schließlich reißt das Polster an der Verschmelzungsstelle durch und wird, indem es ohne Runzelung seiner Hülle schrumpft, nach den Seiten abgedrängt. Genau derselbe Vorgang vollzieht sich an den Seitenrandpolstern, sie werden unter dem Druck der größer werdenden Flügel immer dünner und weichen endlich nach vorn und hinten auseinander. Zum Schluß erkennt man jederseits am imaginalen Prothorax und an der Basis des Abdomens nur noch je einen bruchsackartig vorfallenden Sack (Abb. 9 d, Sa_1), der aber immer kleiner wird und dessen Inhalt sich allmählich in die imaginale Leibeshöhle zurückzieht. Aus dem vorderen Paar von Säcken (Sa_1) werden zuletzt die seitlichen polsterförmigen Vorwölbungen des Pronotums (Abb. 8), die bei der schlüpfenden Imago durch Blutdruck noch stark geschwellt werden können und die bei der Sprengung der Exuvie eine von mir 1931 genauer geschilderte Rolle spielen. Die abdominalen Aussackungen (Abb. 9, Sa_2) schrumpfen nicht ganz so stark ein, sie bleiben als Polster unter den gefalteten Flügeln liegen und werden endlich bei der Streckung des Abdomens zu den gewölbten Seitenteilen des 2. Abdominalsegmentes der Imago.

Am Abdomen wird zunächst im Zusammenhang mit der Ausbildung der Thorakalbeine und der Höhlen, in denen sie sich entfalten, die seitlich und ventral am deutlichsten entwickelte, aber auch auf der Dorsalseite erkennbare Verdünnung des 1. Abdominalsegmentes vorgenommen (Abb. 6 b). Die Epidermis löst sich dabei von der Cuticula und die Loslösung setzt sich dorsal bis zum Afterapparat fort. Gleichzeitig bilden sich auf der Dorsalseite die Höhlen für die Flügel ($H\ddot{o}Fl$) aus. Sie werden seitlich von den Fortsetzungen der thorakalen Randpolster begrenzt, die zunächst bis zur Rückendecke emporreichen und die Flügelhöhlen völlig bedecken (Abb. 11 b, c), dann aber immer dünner werden und sich mehr und mehr nach der Ventralseite zurückziehen (Abb. 10 d, e), um schließlich samt ihrem Inhalt in den ventralen Säcken Sa_2 (Abb. 9 d) zu

verschwinden. Auch auf der Ventralseite hat sich unterdessen die Abhebung der Epidermis von der Cuticula in der medialen Zone weiter nach hinten ausgebreitet, sie umfaßt schließlich das 1.—6. Abdominalsegment und geht im 3.—6. mit einer starken Erhöhung und Vergrößerung der Epidermiszellen und mit einer Verbreiterung des abgehobenen Epidermisbezirks einher. Durch die Verbreiterung entstehen seitliche Falten, die in die Leibeshöhle hinein vorspringen, und so bilden sich auch hier Randpolster aus. Sie schrumpfen aber bald und an ihre Stelle legen sich die seitlichen Teile eben der verbreiterten Epidermispartigen, d. h. der Sterna des 3.—6. Abdominalsegmentes, deren große Zellen nun ein regelmäßiges Pflasterepithel bilden. Nur in der Mittellinie und beim Männchen an jeder, beim Weibchen an der mittleren Segmentgrenze bleiben schmale Epithelstreifen niedrig, an diesen Stellen entwickelt sich die imaginale Cuticula zu verdickten Versteifungsrahmen. Als Ergebnis des Ganzen entstehen, indem die erhöhten Zellen in ihrem Plasma Sekretbläschen ausbilden, die imaginalen Wachsdrüsen, die beim Männchen als 4, beim Weibchen als 2 Paar von Platten auf der Ventralseite des Abdomens gelegen sind (Abb. 8, *W Dr*). Die Vorgänge, die unterdessen am Hinterende des Abdomens sich abspielen, wurden in ihren Grundzügen schon oben dargestellt, sie müssen aber nun noch vom morphologischen Standpunkt aus betrachtet werden (Abb. 12).

Die Höhle $H\ddot{o}_3$, in der die äußeren Geschlechtsorgane sich ausbilden, entsteht aus der Sternalgegend des 8. und 9. Segments der Larve. Nach rückwärts wird durch sie ein Randpolster (*Poh*) abgegliedert, das an den Seiten mit dem abdominalen Teil der Leibeshöhle in offener Verbindung bleibt (Abb. 9 *b*), während dorsal sich seine beiden Epidermislamellen eng zusammenlegen. An der Bildung der Rückwand des Polsters ist das 10. Segment der Larve beteiligt, die Vorderwand entsteht mindestens größtenteils aus dem 9. abdominalen Sternum, das sich tief einfaltet, dabei das 8. abdominale Sternum mit in die Tiefe zieht und so die Höhle bildet, deren Zugang sich durch enge Aneinanderlagerung des vorderen Teils des 8. Sternums und der Vorderwand des Randpolsters schließt (Abb. 6 *b*). Von den eingefalteten Teilen aus, und zwar von der Vorderwand der Höhle $H\ddot{o}_3$, bilden sich, beim Weibchen vermutlich am 8. und 9., beim Männchen am 8. Sternum allein die Vorsprünge, die sich allmählich zu den Gonapophysen bzw. zu den Parameren und dem Penis auswachsen. Indem diese länger werden, drängen sie die Wände des Randpolsters (*Poh*) an der Stelle, wo die Vorder- und Rückwand vorher schon eng zusammenlagen, auseinander (Pfeile in Abb. 12 *c*). Es entsteht so eine Durchbohrung des Polsters, die sich rasch ventralwärts erweitert, und so wird das Polster in ein Paar von dorsolateralen Säcken zerlegt (Abb. 9 *c*, Sa_3), die allmählich zusammenschrumpfen und so die Rückwand der cuticularen Larvenhülle freigeben. Schließlich liegen die äußeren Geschlechtsorgane, flankiert von diesen Säcken, in einem vom eingestülpten

9. (beim Männchen, Abb. 12) bzw. 8. und 9. Segment (beim Weibchen) gebildeten Hohlraum, aus dem aber ihre Spitzen frei hervorstehen. Es bedarf dann nur noch des beim Schlüpfen erhöhten Blutdrucks, um sie aus diesem Hohlraum hervortreten und die äußerste Spitze des Abdomens bilden zu lassen. Das 10. Segment mit dem Afterapparat, die morphologisch die Spitze des Abdomens bilden, rücken damit noch mehr als das schon bei der Larve der Fall war, auf die Dorsalseite hinauf.

Beim Schlüpfen, das ich bereits früher (l. c. 1931) beschrieben habe, geschieht nicht nur diese Ausstülpung des die Genitalanhänge tragenden Komplexes, sondern das Abdomen bekommt dabei überhaupt erst seine definitive Form (Abb. 8). Durch die Erhöhung des Binnendrucks streckt sich das erste, verdünnte, aber bisher noch ganz kurze Segment in die Länge, so daß es einen Hinterleibsstiel bildet; die vorderen und hinteren lateralen Säcke (Sa_2 und Sa_3) werden eingeebnet, die hinteren verschwinden in den lateralen Teilen der 7.—9. Segmente, die sich jetzt erst frei entfalten können und an Länge stark zunehmen. Wenig strecken sich die Segmente 2—6, deren Wände schon vorher ziemlich glatt lagen (Abb. 9 d), doch werden bei ihnen immerhin die Seitenteile eingeebnet und die Höhendimension vollends erreicht, wobei auch die vorderen lateralen Säcke vollends verschwinden. Während der Vorderkörper sich aus der Exuvie herausarbeitet, werden, unter Mitwirkung des Blutdrucks, die Beine, Antennen und die Stechborstenscheide gestreckt und bekommen so ihre definitive Länge. Die Flügel werden dagegen meist erst nach vollendetem Schlüpfen ausgebreitet.

Die in den letzten beiden Absätzen erwähnten Vorgänge, die die Streckung des Abdomens und das Hervortreten der Genitalanhänge ermöglichen, sind aber nicht das Besondere für die Ausbildung der imaginalen

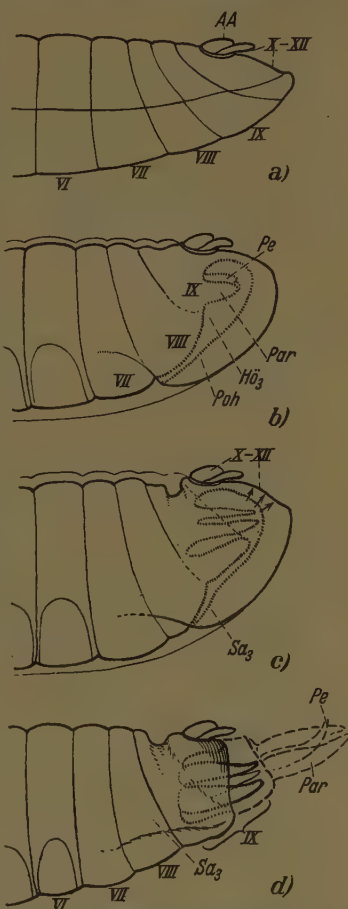


Abb. 12. Die Entwicklung der männlichen äußeren Geschlechtsorgane und ihrer Umgebung, in schematischen Seitenansichten. a Hinterleibsende der 4. Larve. b Einsenkung des Genitalfeldes, Bildung der hinteren Höhle H_3 und der Anlagen für die Genitalanhänge. c Weitere Ausbildung des Genitalfeldes und der Genitalanhänge. d Einziehung der hinteren Randpolster Poh und (gestrichelt gezeichnet) Ausstülpung des 9. Segments beim Schlüpfen.

Körperform auf dem Weg der Allometabolie, denn ganz ähnliche Erscheinungen beobachtet man auch bei der Entwicklung des imaginalen Abdomens der paurometabolen *Psyllinen*. Durchaus *eigenartig und einzigartig ist hingegen die Abgliederung der Randpolster und ihre nachträgliche Wiedereinschmelzung*. Diese Geschehnisse, die offenbar mit weitgehenden Resorptionen epithelialer Bezirke und mit Verlagerungen von Vorratsmaterial (Fettkörper) einhergehen, haben eine Parallele höchstens an den während der Embryonalentwicklung der Insekten, bei der Bildung und Auflösung der Embryonalhüllen ablaufenden Prozesse, an die auch die Entstehung des Rückenschlusses im Thorax (S. 286, Abb. 10 a) sowie die Tatsache erinnern, daß all das sich ohne Zwischenschaltung einer Häutung abspielt. Bei der Entwicklung des Körperstammes der Holometabolen gibt es dagegen keine analogen Erscheinungen; *die Sonderstellung, die BÖRNER den Allometabolen einräumte, bestätigt sich also in diesem Punkt bei näherer Untersuchung durchaus.*

III. Die Umwandlung der inneren Organe.

So verwickelt die im vorstehenden geschilderten Vorgänge sind, so wenig Schwierigkeiten bereitet die Umwandlung der inneren Organe dem Verständnis. Man kann unter diesen 3 Gruppen unterscheiden, nämlich zunächst solche, an denen sich nennenswerte Rück- und Neubildungsvorgänge abspielen, ferner solche, bei denen die Entwicklung nur eine Entfaltung vorhandener Anlagen ohne erhebliche Rückbildungserscheinungen bedeutet, und endlich solche, die fast unverändert auf die Imago übergehen.

1. Zur *ersten Gruppe* gehören außer der Muskulatur, auf deren genauere Darstellung ich hier verzichten muß¹, nur die Wachsdrüsen und das Tracheensystem.

a) Die *Wachsdrüsen* der Imago bilden sich, wie wir bereits oben zeigten, ganz unabhängig von den larvalen Wachsdrüsen aus dem indifferenten Epithel der larvalen Bauchdecke (S. 292, Abb. 4 a, 6, 11, WDr). Die larvalen Wachsdrüsen bleiben sogar, allen Umwandlungsvorgängen zum Trotz, während der ersten Hälfte des Larvenlebens bis zur Erlangung der höchsten von der Larve erreichten Körperdicke in Tätigkeit. Wenigstens gilt das von den Bildnern der Wachspalisaden, deren Höhe ja mit der Zunahme der Körperdicke gesteigert wird, aber auch die Wachsborstenbildner sezernieren annähernd ebenso lang. Ermöglicht wird das, wie am besten die Abb. 10 und 11 zeigen, durch die Abgliederung der Randpolster, in deren Bereich die larvalen Wachsdrüsen

¹ Sie würde, da ohne eine genaue Beschreibung der Imaginalmuskulatur das Verständnis unmöglich wäre, zu viel Raum einnehmen. Da die Umwandlung der Muskulatur keineswegs mit tiefer gehenden Veränderungen einhergeht als bei den *Psyllinen* (WEBER, 1929) und den bei ihnen ablaufenden Vorgängen sehr ähnelt, kann hier ohne Schaden auf ihre Schilderung verzichtet werden.

durchweg liegen. Indem die Polster mit ihrer äußeren Epithelfläche an der Larvencuticula haften bleiben, bleiben auch sämtliche Wachsdrüsenzellen erhalten und in Verbindung mit ihren cuticularen Teilen. Solange die Polster in ihrer ganzen Ausdehnung erhalten bleiben, solange sie z. B. im Abdomen die Flügelhöhlen noch ganz abdecken (Abb. 11 *b—d*), können selbst die dorsalen großen Wachsborstensbildner ihre Tätigkeit aufrechterhalten. Wenn die Polster dann allmählich eingezogen werden, verlieren zunächst die großen (Abb. 11 *e*), dann die kleinen Wachsborstensbildner und schließlich, mit der fortgesetzten Loslösung der Epidermis der thorakalen und abdominalen Epithelsäcke von der larvalen Cuticula, auch die Palisadenbildner die Möglichkeit einer weiteren Tätigkeit. In Wirklichkeit stellen die Drüsen schon etwas früher, ehe sie durch Loslösung der umgebenden Epidermisbezirke dazu gezwungen sind, die Sekretion ein. Es zeigt sich das in einer merklichen Abnahme der Größe, einem Schrumpfen und einem Abwandern von Teilen ihres Plasmakörpers in Form fettiger Tropfen. Diese Tropfen (*fTr*, Abb. 11 *e*), die auf eine fettige Degeneration hindeuten, wandern mit den Fettzellen, die die Randpolster erfüllen, in die imaginale Leibeshöhle und werden dort vermutlich wieder verwendet. Reste der Drüsenzellen können vertrocknend an der Larvenhülle hängenbleiben (Abb. 11 *e*, *degDr*).

Zwischen der lang dauernden Tätigkeit der larvalen Drüsen und der Ausbildung der Randpolster besteht ohne Zweifel ein ursächlicher Zusammenhang; fraglich bleibt nur, ob die Bildung der Randpolster in der Phylogenie im Zusammenhang mit einem Bedürfnis nach weiterer Tätigkeit der Drüsen, d. h. nach der Bildung einer Wachshülle über der sich entwickelnden 4. Larve auftrat oder ob umgekehrt diese Tätigkeit der Wachsdrüsen ermöglicht wurde durch die Ausbildung der aus den Bedürfnissen der spezifischen Verwandlungsform heraus entstandenen Randpolster. Eine Entscheidung dieser Frage ist unmöglich.

b) Was das *Tracheensystem* anlangt, so bleibt die Zahl der Stigmen bei der Imago die gleiche wie bei der Larve (4 Paare). Die beiden ersten Paare (*Stg*₁ und *Stg*₂), die bei der Imago ihre Lage hinter den Vorder- bzw. Mittelbeinen beibehalten, also die beiden bei den Pterygoten üblichen thorakalen Stigmenpaare darstellen (Abb. 8), rücken bei der Ausbildung des imaginalen Thorax in die lateralen thorakalen Höhlen hinein und werden daher, soweit ich feststellen konnte, rasch funktionsunfähig. Sicher gilt das vom 2. Stigmenpaar, das 1. behält vielleicht eine Zeitlang noch den Zusammenhang mit der Larvencuticula und rückt erst bei der Einziehung der prothorakalen Seitenpolster von ihr ab. Bis zum Schlüpfen behalten ihre volle Funktionsfähigkeit jedenfalls nur das 3. und 4. Stigmenpaar. Das 3. liegt am hinteren Teil der thorakalen Seitenpolster und gelangt nach deren seitlicher Durchschnürung auf die paarigen vorderen Epithelsäcke des Abdomens (*Sa*₂, Abb. 9 *d*). Wenn diese beim Schlüpfen vollends eingezogen und eingeebnet werden, kommt das Stigmenpaar dann an die Seiten des 2. Abdominalsegmentes der Imago zu liegen (Abb. 8, *Stg*₃). Das 4. Stigmenpaar liegt an den Seitenteilen der

Basis des hinteren Randpolsters, aber nahe dem Umschlagrand der Höhle, in der die Genitalanhänge sich bilden. Es behält diese Lage bei und gelangt bei der Einebnung der paarig gewordenen Randpolster an die Seiten des 7. Abdominalsegments, ganz nahe an die Grenze zum 8. Abdominalsegment (Abb. 8, *Stg*₄).

Die Ausbildung der Randpolster ermöglicht also nicht nur ein Weiterfunktionieren der larvalen Wachsdrüsen während der Bildung der imaginalen Körperform und -gliederung, sondern auch ein Weiterfunktionieren wenigstens zweier Stigmenpaare und zeitweise vielleicht sogar eines dritten. Dieses Weiterarbeiten des larvalen Tracheensystems bleibt auch während der Einschmelzung der Randpolster möglich, und die Verlagerung der bei der Larve ventral gelegenen Stigmen an die Seiten des imaginalen Körpers bedingt, eben durch die Art, wie die Randpolster eingeschmolzen werden, morphologisch gesehen, keine Stigmenverschiebung oder -neubildung. Die Frage nach der Phylogenie und den Ursachen der Randpolsterbildung, die oben offengelassen werden mußte, erfährt durch diese Feststellungen eine weitere Komplikation.

Das Tracheensystem selbst erfährt eine Unterbrechung der Längsstämme in der Gegend des 1. Abdominalsegments und eine starke Vermehrung der Tracheenstämme und -äste, die von den beiden abdominalen Stigmenpaaren ausgehen. Insbesondere die imaginalen Wachsdrüsen erhalten, vom vorderen abdominalen Stigmenpaar aus, eine sehr reiche Tracheenversorgung. Auf die Rück- und Neubildungsvorgänge, die hier nebeneinander herlaufen, brauche ich nicht einzugehen, da sie von ROONWAL in seiner auf S. 271 erwähnten, demnächst erscheinenden Arbeit dargestellt werden sollen.

2. Zur zweiten Gruppe gehören das Nervensystem, die Sinnesorgane und die inneren Geschlechtsorgane.

a) Verhältnismäßig die geringsten Abänderungen erleidet das *zentrale Nervensystem*. Eine Umgliederung findet, wie Abb. 6 zeigt, nicht statt, die 3 Ganglienmassen wachsen in die Dicke, am stärksten das Cerebralganglion, am schwächsten das Subösophagalganglion. Das letztere neigt sich etwas nach vorn, so daß zwischen ihm und dem Cerebralganglion, das sich in der Form der imaginalen Kopfstellung anpaßt, eine Knickung entsteht. Die Buccalganglien und das epipharyngeale Sinnesorgan bleiben unverändert. An den Seiten des Cerebralganglions wachsen die *Lobi optici* zu bedeutender Größe heran und in gleichem Maße, wie sie sich vergrößern, differenzieren sich aus dem Kopfepithel in der schon öfter beschriebenen Weise (Literatur s. WEBER, 1933, S. 326) die imaginalen *Komplexaugen* heraus, deren Bau ich bereits eingehend beschrieben habe (l. c. 1934). Die larvalen Einzelaugen werden offenbar rasch funktionslos und degenerieren, während sich im Verlauf der Bildung der vorderen Randpolster die Gegend, in der sie liegen, von der Cuticula löst und dorsalwärts eingefaltet wird. Rings um sie herum wird das Epithel höher und bildet immer deutlicher die Augenkeile heraus, die das imaginale Auge zusammensetzen. Schließlich schwindet das Pigment,

das die larvalen Augen immer noch kenntlich machte (Abb. 9 b), mehr und mehr, und noch vor der Einlagerung des Pigments in die imaginalen Augen, das erst spät erfolgt (Abb. 9 d), sind sie im Totalpräparat nur noch verschwommen sichtbar.

Mit den Ocelli der Imago, die sich dorsal von den Komplexaugen anlegen, haben also die Larvenaugen nichts zu tun. Vielmehr sind sie ganz ausgesprochen eine Vorstufe der imaginalen Augen, ähnlich wie die Stemmata der Larven der Holometabolen, denen sie auch insofern gleichen, als sie im Lauf der Entwicklung zugrunde gehen. Dadurch unterscheiden sie sich auch von den larvalen Einzelaugen der Aphidinen, die am Hinterrand des imaginalen Komplexauges persistieren¹.

Außer den *Lobi optici* (Abb. 9 a, b, *L. opt. J.*), die schließlich jederseits eine dicht an die Basalmembran des Komplexauges gedrängte, fast kugelförmige Masse bilden, erfährt auch, parallel zu der Ausbildung der Antennen, ihrer Nerven und Sinnesorgane der deutocerebrale Teil des Cerebralganglions eine Vergrößerung, die aber weniger auffällig ist.

b) Die *inneren Geschlechtsorgane* beider Geschlechter gleichen sich bei den jungen Larvenstadien vollkommen, sie bestehen aus 1 Paar kugelförmiger Gonaden, von denen nach hinten und medialwärts die fein strangförmigen, mesodermalen Anlagen der paarigen Gonodukte ziehen. Sie heften sich an eine seitlich zipfelförmig ausgezogene Epidermisverdickung, aus der der unpaare Teil der Geschlechtswege (möglicherweise auch ein geringer, basaler Teil der paarigen) entsteht.

Beim *Weibchen* strecken sich schon im 3. Larvenstadium die Gonaden in die Länge, an ihrem hinteren Ende treten Furchen auf, die nach der 3. Häutung tiefer werden (Abb. 13 a) und die von Urgeschlechtszellen gebildete Masse der Gonade in einzelne Pakete zerlegen. Die Pakete bilden sich dann, von hinten beginnend, in zunächst kurz gestielte, kugelförmige Ovariolen um (Abb. 13 b). Unterdessen haben die strangförmigen Anlagen der paarigen Gonodukte sich von der Basis, also von der Stelle her, wo sie an der Epidermis haften, merklich verdickt, sind deutlich röhrenförmig geworden und haben sich so in Ovidukte (*Ov*) verwandelt. Gleichzeitig hat sich die Epidermisverdickung, an der sie sitzen, tiefer eingestülpt und hat so die unpaare Vagina (*Vag*) ausgebildet, an deren Dorsalseite als ebenfalls unpaare Ausstülpungen hintereinander die Anlagen des Receptaculum (*Rec*) und der Kittdrüse (*KDr*) entstehen (Abb. 13 c). Die Ovariolen, deren Stiele jetzt länger werden, stehen zunächst noch verteilt an den langen, dünnen Endteilen der Ovidukte. *Die Ovarien sind also auf dieser Entwicklungsstufe deutlich traubenförmig, gleich den Ovarien der Cocciden. Bald aber schrumpfen die Endteile der Ovidukte, die Stiele der Ovariolen rücken zusammen und das Ovar wird typisch büschelförmig.* Diesen Zustand behält es bei. Die basalen Teile

¹ Das letztere Verhalten zeigen allerdings auch die Stemmata gewisser Holometabolenlarven (Nematoceren nach CONSTANTINEANU).

der Ovidukte werden nun breiter und flachen sich ebenso wie die Vagina ab; das Receptaculum gliedert sich in Stiel und Endblase, ebenso die Kittdrüse, an deren Stiel sich eine Pumpe mit Längsmuskeln ausbildet und an deren Endteil die Zellen zu großen, kugelig in die Leibeshöhle

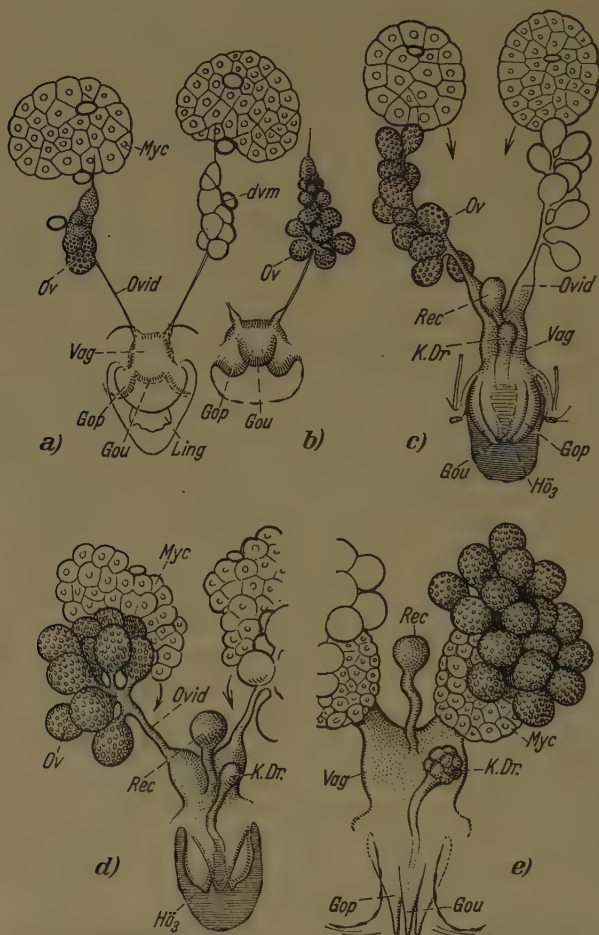


Abb. 13. Die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates und der Mycetome, nach Totalpräparaten, verschiedenalteriger 4. Larven von *Tr. vaporariorum* (Dorsalansichten).

vorspringenden Drüsenzellen werden (Abb. 13 e). Da die Ovariolen noch etwas an Größe zunehmen, füllen die Eierstöcke des schlüpfreifen Weibchens den Hohlraum völlig aus, der in dem gestaucht in der Larvenhülle liegenden Hinterleib zwischen den anderen Organen zur Verfügung steht. Genau wie bei den Psyllinen erfolgt auch hier die Ausreifung des Weibchens, d. h. die Bildung von Eiern in den Ovariolen, erst nach dem

Schlüpfen, wenn der Hinterleib gestreckt ist und genügend Raum für die weitere Entfaltung der Eierstöcke bietet¹.

Die männlichen Geschlechtsorgane sind auch im reifen Zustand nicht so umfangreich, daß sie nicht in dem gestauchten Hinterleib Platz hätten. Sie entwickeln sich dementsprechend noch innerhalb der Larvenhülle so weit, daß das frisch geschlüpfte Männchen gleich nach dem Schlüpfen die Copula mit Erfolg ausüben kann². Die Entwicklung beginnt hier mit einer Vergrößerung der Gonade (Abb. 14 b), die allmählich in einzelne Lappen zerlegt wird. Diese Lappen, die Hodenfollikel, bleiben aber so

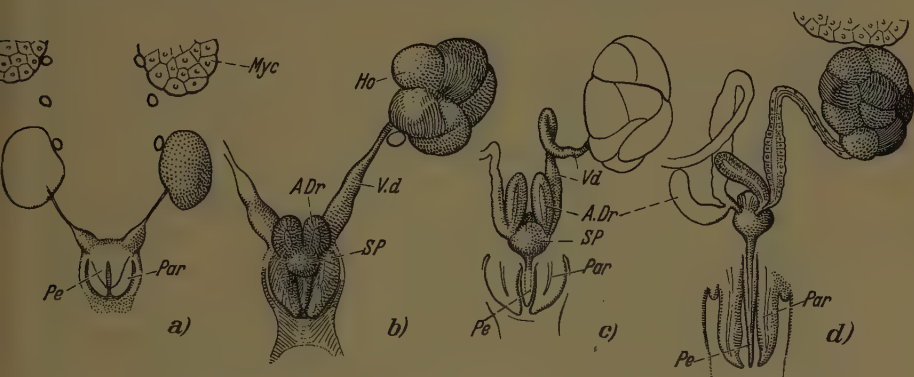


Abb. 14. Die Entwicklung des männlichen Geschlechtsapparates, wie in Abb. 13 dargestellt, Dorsalansichten.

dicht aneinandergedrückt und ineinander geschlungen, daß der Hoden insgesamt trotz der Aufteilung die Kugelform beibehält (Abb. 14 b–d). Sehr früh beginnt dann in den Follikeln die Bildung und Reifung der Geschlechtsprodukte; schon auf der in Abb. 14 b dargestellten Entwicklungsstufe sind in einzelnen Follikeln fertige Spermien zu beobachten. Die mesodermalen, strangförmigen Anlagen der Gonodukte verdicken sich unterdessen, ganz ähnlich wie beim Weibchen, von der Stelle ihrer Anheftung an der Epidermisverdickung an und werden zu röhrenförmigen, zunächst undifferenzierten Vasa deferentia (*V. d.*). Die Epidermisverdickung selbst, an der unterdessen die paarige Anlage der Parameren (*Par*) und die unpaare Anlage des Penis sich ausgestülpt haben, stülpt sich nicht, wie beim Weibchen, in ihrer ganzen Breite zur Bildung des unpaaren Teils der Geschlechtswege ein, sie bildet vielmehr zunächst nur von der Pisananlage aus einen engen Kanal, der später als Röhre (*Ductus ejaculatorius*) den Penis durchzieht, und bildet weiter vorn, in

¹ Innerhalb welcher Zeit das geschieht und welche Faktoren auf das Ausreifen einwirken, habe ich 1931 dargestellt (l. c. S. 651).

² Auch das Weibchen kann unmittelbar nach dem Schlüpfen kopulieren, aber noch keine Eier ablegen.

der Verlängerung des Kanals, eine unpaare Einwucherung (Abb. 14 b), die allmählich kugelig, deutlich gestielt (Abb. 14 c) und durch Ausgestaltung ihrer cuticularen Intima und ihrer Wandmuskulatur zu einer komplizierten, das innere Ende des Ductus ejaculatorius bildenden und aus dessen Anlage herausdifferenzierten Saugdruckpumpe, der Samenpumpe, wird (SP, Abb. 6 b, 8, 9 c, d). Unmittelbar vor der Anlage der Samenpumpe stülpt sich aus den basalen Teilen der Vasa deferentia dorsal ein Paar von sackförmigen Gebilden heraus (Abb. 14 b), die sich allmählich immer mehr in die Länge strecken (Abb. 14 c), immer dünnwandiger und weitlumiger werden und endlich als kurzgestielte, hohle, umfangreiche Säcke in die Basalteile der Vasa deferentia einmünden (Abb. 14 d, 9 c, d). Es handelt sich hier um die akzessorischen Drüsen des männlichen Geschlechtsapparates (nicht um Samenblasen, sie enthalten niemals Sperma), und zwar wahrscheinlich um Mesadenien, d. h. um Drüsen, die aus den mesodermalen Anlagen der Gonodukte entstanden sind. Im weiteren Verlauf der Entwicklung strecken sich die Vasa deferentia in die Länge und werden im basalen Teil erheblich dicker und weitlumiger als im Endteil. Die Hoden rücken mehr nach den Seiten, der ganze männliche Geschlechtsapparat breitet sich, der Form des gestauchten, noch breiten Abdomens entsprechend, lateralwärts aus und erst nach dem Schlüpfen bekommt er die definitive Lage in der Längsrichtung des Körpers, wobei auch der Ductus ejaculatorius, der vorher krumm lag, gerade gestreckt wird (Abb. 8).

Parallel mit der Entwicklung der inneren Geschlechtsorgane werden, wie aus den Abb. 13 und 14 hervorgeht, bei beiden Geschlechtern die Genitalanhänge in der bereits geschilderten Weise angelegt und fertiggestellt.

3. Zur *dritten Gruppe* gehören die Mycetome, die Speicheldrüsen, der Darm und das Rückengefäß. Die *Mycetome*, deren Schicksal schon BUCHNER im Verlauf seiner Symbiontenstudien dargestellt hat (l. c. 1918), wandern während der Entwicklung der Gonaden in deren unmittelbare Nachbarschaft. Beim Männchen bleiben sie unverändert neben den Hoden liegen, beim Weibchen lockert sich der Verband ihrer Zellen, der Mycetocyten (Abb. 13 d), die Zellen drängen sich zwischen die Stiele der Ovariolen, die schließlich nur noch mit ihren Endteilen aus den Mycetocytenhaufen hervorstehen (Abb. 13 e), und dringen endlich (aber erst nach dem Schlüpfen) je zu mehreren in die Ovariolen ein. Jedes Ei wird auf diese Weise mit einem Mycetocytenpaket versorgt (weiteres s. BUCHNER). Die *Speicheldrüsen* gehen, abgesehen davon, daß die Hinterlappen relativ größer und großzellig werden, unverändert auf die Imago über, der *Darm* wird etwas dicker, die Speiseröhre wird länger, der vorher bis nach vorn in den Thorax hinein ausgedehnte Darmknäuel verkürzt sich dementsprechend, rückt schließlich nur noch bis in das 1. Abdominalsegment und dehnt sich dafür in der Höhendimension des Körpers

stärker aus (Abb. 6a, b). Es handelt sich also beim Darm nur um eine Anpassung an die veränderten Raumverhältnisse des imaginalen Körpers; die Veränderungen sind so geringfügig, daß die Funktionsfähigkeit dabei keine Einbuße erleidet. Auch das Rückengefäß erleidet keine nennenswerte Veränderung.

Zusammenfassend kann man sagen, daß die *Entwicklung der inneren Organe unseres Objekts nicht mit tiefer gehenden Veränderungen einhergeht als sie auch bei typischen Paurometabolen vorkommen*. Änderungen wie die am Tracheensystem und am Nervensystem gibt es auch bei vielen Paurometabolen, nur dehnen sie sich gewöhnlich über mehrere Stadien aus. Erscheinungen gleich der Neubildung der imaginalen Wachsdrüsen gibt es z. B. noch bei den typisch paurometabolen Cixiiden und anderen Fulgoroidea, Rückbildung marginaler larvaler Wachsdrüsen findet sich bei vielen Psyllinen. Die Umbildung der Muskulatur bedingt keine erheblich tieferen Abänderungen als sie auch bei Paurometabolen mit imagounähnlichen Larven, z. B. bei den Psyllinen üblich sind; die Entfaltung der inneren Geschlechtsorgane unterscheidet sich in nichts von dem bei Formen mit unvollkommener Verwandlung üblichen. Was eigenartig ist, wie z. B. das Weiterfunktionieren der larvalen Wachsdrüsen und der abdominalen larvalen Stigmen, hängt mit der Umbildung der äußeren Körpergestalt aufs engste zusammen. Kurz, *bezüglich der inneren Metamorphose ist die Allometabolie nicht von der Paurometabolie verschieden*. Dagegen unterscheidet sie sich gerade in diesem Punkt scharf von der echten Holometabolie, bei der eine gründliche, mit histolytischen und histogenetischen Prozessen einhergehende Verwandlung der inneren Organe die Regel ist.

C. Allgemeines.

Als Ergebnis der vorstehenden Untersuchungen ist zunächst festzustellen, daß bei der Allometabolie Züge, die an die Holometabolie erinnern (Flügelbildung), und solche, die an die Embryogenese der Insekten anklingen und die bei der echten Holometabolie vorkommenden Prozesse an Komplikation sogar noch übertreffen (Bildung und Einschmelzung der Randpolster), sich mit Zügen, die auf eine mehr oder weniger komplizierte Paurometabolie hinweisen, zu einem Ganzen von durchaus eigenartiger Prägung vereinen. Vergleicht man aber eingehender die allometabole Entwicklung der Aleurodinen mit der Paurometabolie verwandter Formen, besonders der Psyllinen, einerseits und der Holometabolie andererseits, so lernt man die Anklänge an die letztere geringer werten, und die Ähnlichkeit mit der Paurometabolie tritt mehr und mehr hervor. Während bei denjenigen Holometabolen, deren Imagines saugende Mundwerkzeuge haben, diese Mundwerkzeuge samt dem ihnen angepaßten imaginalen Darm erst durch eine grundsätzliche Umwandlung aus den entsprechenden larvalen Teilen entstehen, ändert sich bei

der Allometabolie gerade in diesem Punkte so gut wie nichts, jedenfalls aber nicht erheblich mehr, als etwa bei den Psyllinen. Auch die Entwicklung der Antennen, Beine und Genitalanhänge ist nur graduell, nicht dem Prinzip nach von den entsprechenden Vorgängen, bei den Psyllinen verschieden und es hat daher nichts zu bedeuten, wenn bei manchen Holometabolen die Gliedmaßenbildung ähnlich verläuft. Daß bei den Psyllinen die Ausbildung der imaginalen Beine nicht im Verlauf einer Häutung zu Ende geführt wird, entspricht der Tatsache, daß auch die Flügelanlagen allmählich sich herausbilden, während sie bei unserem Objekt in *einem* Arbeitsgang ohne Einschaltung eines Nymphenstadiums angelegt und fertiggestellt werden. Gerade in diesem Punkte unterscheidet sich aber die Allometabolie auch von der Holometabolie. Auch die Wandlung der Körperform vom kurzen, platten Larvenkörper zum langen walzigen Körper der Imago hat ihre Vorstufe bereits bei den Psyllinen. Allerdings ist hier das letzte (5.) Larvenstadium bereits relativ höher, wenn auch nicht länger als die vorhergehenden, und nimmt in diesem wie in manchen anderen Punkten imaginale Eigenschaften bereits vorweg. Wenn wir aber mit BÖRNER annehmen, daß bei den Aleurodinen dieses 5. Larvenstadium ursprünglich vorhanden war, aber unterdrückt wurde (s. S. 269), so verliert auch dieser Unterschied an Gewicht und gleichzeitig fällt ein Licht auf die veränderte (abgekürzte bzw. retardierte) Flügel- und Extremitätenbildung der Aleurodinen. Die Stauchung des in Bildung begriffenen imaginalen Hinterleibs, die dadurch bedingte Verzögerung der Ausreifung der weiblichen Geschlechtsorgane, den Ausgleich der Stauchung beim Schlüpfen und die gleichzeitig erfolgende Fertigstellung der Walzenform des Hinterleibs können wir bei den Psyllinen in ganz ähnlicher Form beobachten wie bei unserem Objekt. Für die Aleurodinen eigenartig ist dagegen die Abgliederung und nachträgliche Einschmelzung der Randpolster. Das aber ist wieder ein Punkt, in dem sich die Aleurodinen auch von den Holometabolen unterscheiden, ein Punkt, in dem ihre Entwicklung höchstens an Vorgänge der Embryonalentwicklung anklingt. Wenn also BÖRNER meint, die Allometabolie werfe ein erklärendes Licht auf die Entstehung der Holometabolen, so stimmt das wohl in dem Sinn, den HANDLERSCH neuerdings damit verbindet, in dem Sinn nämlich, daß die Allometabolie die Möglichkeit einer selbständigen Entstehung spezifischer, an die Holometabolie erinnernder Metamorphoseformen zeigt. Nicht aber kann man aus ihrem Bestehen den Schluß ziehen, daß die Holometabolie auch ohne Einschaltung eines eigenen Nymphenstadiums möglich gewesen wäre. Man müßte dabei nämlich die Tatsache vernachlässigen, daß bei der Holometabolie gerade diejenigen Umwandlungen bezeichnend und wichtig sind, die bei den Allometabolen keine Rolle spielen, nämlich die mit histolytischen und histogenetischen Prozessen einhergehenden Umwandlungen der inneren Organe, besonders des Darms. Gerade diese Umwandlungen aber machen

die Einschaltung eines ruhenden, nicht fressenden Nymphenstadiums viel mehr zum Bedürfnis, als die Vorgänge der äußeren Metamorphose. Damit braucht nicht gesagt zu sein, daß die Holometabolie ursprünglich aus diesem Bedürfnis heraus entstand, aber man kann jedenfalls die andersartige Entstehung nicht aus dem Auftreten allometaboler Formen erschließen. *Die Allometabolie ist eine Erscheinung für sich, wurzelt aber deutlich in der typischen Paurometabolie.*

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Die 4 Larvenstadien der untersuchten Art *Trialeurodes vaporariorum* unterscheiden sich voneinander nur hinsichtlich der Körpergröße, der Ausbildung des Tracheensystems, der Borsten und Wachsdrüsen sowie der Länge und Beweglichkeit der Beine und Antennen. In der Gestaltung der beiden letzteren erlebt die Larve bei der ersten Häutung eine regressive, bei der dritten eine leicht progressive Entwicklung.

2. Der äußere und innere Bau des 4. Larvenstadiums wird genauer beschrieben.

3. Der Vorderkopf und der Afterapparat der 4. Larve werden fast unverändert (einfach gehäutet) auf die Imago übernommen; die Stechborstenscheide, deren Crumena zu einem innskeletalen Stab wird, die Antennen und die Beine bleiben mit den Spitzen innerhalb der zugehörigen larvalen Cuticularhüllen, ihre proximalen Teile schieben sich, indem sie in die Länge wachsen, zwischen die larvale Cuticula und die Epidermis des Stammes, legen sich hier in Schlingen und erreichen dabei die imaginale Gliederung. Beim Schlüpfen werden sie gestreckt. Als Neubildungen entstehen die Flügel und die Genitalanhänge in besonders angelegten Höhlen.

4. Bei der Bildung dieser Höhlen, zu denen noch eine um den imaginalen Kopf herum sich bildende kommt, werden marginale Teile des Larvenkörpers, die von Fettzellen erfüllten Randpolster, abgeschnürt. Sie werden später durchbrochen und samt ihrem Inhalt nach dem Pronotum, der Basis und dem Ende des Hinterleibs zurückgezogen. Die Abschnürung und Einschmelzung der Randpolster, in deren Verlauf sich die imaginale Form und Gliederung des Körpers herausbildet, ermöglicht ein lang dauerndes Weiterfunktionieren der larvalen Wachsdrüsen und der zwei hinteren Stigmenpaare. Die endgültige Form des in der Larvenhülle gestaucht und breitgezogen liegenden Abdomens wird erst beim Schlüpfen hergestellt.

5. Die Bildung der Randpolster ist, neben dem Fehlen eines Nymphenstadiums (vermutlich unterdrückt) das bezeichnendste Merkmal der Allometabolen. In diesem Punkt ist ihre Verwandlung „überevolut“ und erinnert an die Embryonalentwicklung. Hinsichtlich der inneren

Metamorphose dagegen zeigen sie nichts, was nicht auch bei Pauro-metabolie vorkäme, und unterscheiden sich damit grundsätzlich von den Holometabolen.

Literaturverzeichnis.

- Bemis, F. E.: The Aleyrodids or mealy winged flies of California. Proc. U. S. Nat. Mus. 27 (1904). — Berlese, A.: Intorno alle metamorfosi degli insetti. Redia 9 (1913). — Börner, C.: Die Verwandlungen der Insekten. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. 1909. — Buchner, P.: Studien an intrazellulären Symbionten. II. Die Symbionten von *Aleyrodes*, ihre Übertragung in das Ei und ihr Verhalten bei der Embryonalentwicklung. Arch. Protistenkde 39 (1918). — Constantineanu, M. J.: Der Aufbau der Sehorgane bei den im Süßwasser lebenden Dipterenlarven usw. Zool. Jb. 52 (1930). — Deegener, P.: Die Metamorphosen der Insekten. Leipzig u. Berlin 1909. — Hargreaves, E.: The life history and habits of the greenhouse white fly *Aleyrodes vaporariorum*. Ann. appl. Biol. 1 (1915). — Henneguy, L.: Les insectes. Paris 1904. — Heymons, R.: Die verschiedenen Formen der Insekten-metamorphosen. Erg. Zool. 1 (1907). — Jeschikov, J.: Zur Frage über die Entstehung der vollkommenen Verwandlung. Zool. Jb. 50 (1929). — Quaintance, A. L. and A. C. Baker: Classification of the Aleyrodida. U. S. Dept. agricult. Bur. Entom., Techn. Ser. 27 (1913). — Aleyrodidae or white flies attacking the orange etc. J. agricult. Res. 6 (1916). — Reh, L.: Über die postembryonale Entwicklung der Schildläuse und Insektenmetamorphose. Allg. Z. Entom. 6 (1901). — Roepke, W.: Über die Anfertigung mikroskopischer Präparate von Blattläusen (Aphididen). Anz. Schädlingskde 4, H. 12, 160 (1928). — Roonwal, M. L.: Respiratory system of the white fly, *Dialeurodes dissimilis* Quaintance and Baker. — Nature (Lond.) 134 (1934). — Weber, H.: Zur vergleichenden Physiologie der Saugorgane der Hemipteren. Z. vergl. Physiol. 8 (1928). — Kopf und Thorax von *Psylla mali* Schmidb. (Hemiptera-Homoptera). Z. Morph. u. Ökol. Tiere. 14 (1929). — Biologie der Hemipteren. Berlin 1930. — Lebensweise und Umweltbeziehungen von *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera-Aleyrodina). Z. Morph. u. Ökol. Tiere 23 (1931). — Lehrbuch der Entomologie. Jena 1933. — Zur Kenntnis der Doppelaugen der Aleyrodinen. Zool. Anz. 108 (1934). — Woodworth: Note on the respiration of *Aleyrodes citri*. Canad. Entomologist. 33 (1901).

Erklärung der Abkürzungen in den Abbildungen.

<i>A</i>	After	<i>Cl</i>	Clypeus
<i>AA</i>	Afterapparat	<i>Cru</i>	Crumena
<i>ACl</i>	Anteclypeus	<i>Cx</i>	Hüfte
<i>ADr</i>	Anhangsdrüse des männlichen Geschlechtsapparats	<i>degDr</i>	degenerierte Drüse
<i>Ant</i>	Antenne	<i>dorsWB</i>	dorsale Wachsborstensbildner
<i>Ar</i>	Arolium	<i>DP</i>	Dorsalpori
<i>Au</i>	Komplexauge	<i>dvm</i>	Dorsoventralmuskul
<i>B</i>	Bein	<i>epi</i>	epipharyngeales Sinnesorgan
<i>BM</i>	thorako-abdominale Ganglien- masse	<i>Fa</i>	Eingang zu Hö ₃
<i>BuccGg</i>	Buccalganglion	<i>F_{1,2}</i>	Falten, s. Text
<i>CerGg</i>	Cerebralganglion	<i>Fe</i>	Femur
		<i>FK</i>	Filterkammer
		<i>Fl</i>	Flügel

<i>FlA</i>	Flügelanlage
<i>FTr</i>	Fetttröpfchen
<i>GA</i>	Anlage der ektodermalen Teile des Geschlechtsapparats
<i>Go p</i>	paarige Gonapophyse
<i>Go u</i>	unpaare Gonapophyse
<i>H₁, H₂</i>	Artikulationshebel der Stech- borsten
<i>H</i>	Herz
<i>HD</i>	Hinterdarm
<i>HFl</i>	Hinterflügel
<i>Ho</i>	Hoden
<i>Hö₁, 2, 3</i>	vordere, mittlere, hintere Bil- dungshöhle
<i>HöFl</i>	Bildungshöhlen der Flügel
<i>HSch</i>	Haftscheibe
<i>KDr</i>	Kittdrüse
<i>Kr</i>	Kralle
<i>LA</i>	Larvenauge
<i>Lb</i>	Stechborstenscheide, Labium
<i>Ling</i>	Lingula
<i>L. mand., L. max.</i>	Lamina mandibularis, maxillaris
<i>L. opt. L., L. opt. J.</i>	larvaler bzw. ima- ginaler Lobus opti- cus
<i>m</i>	Muskel
<i>Md</i>	mandibulare Stechborste
<i>m. dil.</i>	Dilatator der Mundpumpe
<i>MD</i>	Mitteldarm
<i>m. tent.</i>	Musc. tentorii
<i>MG</i>	MALPIGHI-Gefäß
<i>Mx</i>	maxillare Stechborste
<i>Myc</i>	Mycetom
<i>Oc</i>	Ocellus
<i>Oen</i>	Oenocyten
<i>Os</i>	Ösophagus
<i>OLN</i>	Oberlippennerv

<i>Op</i>	Operculum
<i>Ov</i>	Ovar
<i>Ovid</i>	Ovidukt
<i>Par</i>	Paramere
<i>PB</i>	Palisadenbildner
<i>PCl</i>	Postclypeus
<i>Pe</i>	Penis
<i>Ph</i>	Pharynx
<i>Poh</i>	hintere
<i>Pol</i>	laterale
<i>Pov</i>	vordere
<i>Pta</i>	Prätarsus
<i>R</i>	Rectum
<i>Rec</i>	Receptaculum seminis
<i>Ret</i>	retortenförmige Organe
<i>RWB</i>	Randwachsborstenbildner
<i>Sa₁, 2, 3</i>	Epithelsäcke, die weiter ein- gezogen werden
<i>SGg</i>	Subösophagealganglion
<i>SpDr₁, 2</i>	Speicheldrüsenlappen
<i>SP</i>	Samenpumpe
<i>SpP</i>	Speichelpumpe
<i>StB</i>	Stechborstenbündel
<i>Stg</i>	Stigma
<i>Ta</i>	Tarsus
<i>Ti</i>	Tibia
<i>Tth, q</i>	Tentoriumarme
<i>Vag</i>	Vagina
<i>V. d.</i>	Vas deferens
<i>VFl</i>	Vorderflügel
<i>vlm</i>	ventraler Längsmuskel
<i>Wl</i>	Epithelwand, s. Text
<i>Wu</i>	Wulst, s. Text

Römische Zahlen — Nummern der
Abdominalsegmente.

Arabische Zahlen — Nummern der
Thoraxsegmente.

ÖKOLOGIE DER LEBENSGEMEINSCHAFTEN MEXIKANISCHER AMEISENPFLANZEN.

Von

ELISABETH SKWARRA, Königsberg Pr.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 24. September 1934.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Siedlungsbedingungen in Ameisenpflanzen	307
2. Ernährungsbedingungen auf den Ameisenpflanzen	326
3. Stetigkeit der Ameisensiedlung in Ameisenpflanzen	336
4. Obligatorische Ameisenarten in stetig besiedelten Pflanzen	341
5. Nutzwert dieser Ameisen für ihre Wohnpflanzen	356
Schlußwort	370
Literatur	372

Vorstehende Zusammenfassung ist das Ergebnis meiner ökologischen Studien über Ameisen und Ameisenpflanzen in Mexiko 1929 und fußt auf den Aufzeichnungen in SKWARRA 1934.

Jeder Organismus stellt, seinen Eigenheiten entsprechend, Anforderungen an den Bereich, dem er angehören, in dem er leben soll. Die von ihm erwählte, ihm eigentümliche Umwelt muß ihm also in existenzökologischer Hinsicht genügen, er selbst, d. h. der Organismus muß aber von sich aus imstande sein, in seinen Existenzbereich zu gelangen. Es wirken demnach im Lebenszyklus eines jeden Individuums seine Ausbreitungsökologie sowie die Existenzökologie seines Lebensraumes (EKMAN 1923; KROGERUS 1930) bestimmend mit. Ökologie ist also stets der Ausdruck für die Gegenseitigkeit der Beziehungen. Diese Gegenseitigkeit der Beziehungen zwischen Lebensraum und Einzelorganismus bezeichnen wir mit Autökologie, die zwischen Lebensraum und Organismengesellschaft und zwischen den Mitgliedern der Organismengesellschaft untereinander mit Synökologie. Da aber jeder Organismus das Glied einer mehr oder minder lockeren Organismengesellschaft ist, so greifen Autökologie und Synökologie meist untrennbar ineinander über.

Die hier zur Diskussion stehenden Lebensräume sind die sog. Ameisenpflanzen¹. Zu dem Sammelbegriff „Ameisenpflanzen“ gehören nur solche Pflanzen, die zu ihren *Lebzeiten* stetig von Formiceiden, und zwar von

¹ Jede Pflanze ist ein Körper, nimmt also, physikalisch gesprochen, einen Raum ein. Da auf und in ihr, dem „Raum“, das Leben vieler Organismen in ständigem Fließen sich erfüllt, so stellt der Körper der Pflanze einen Lebensraum dar, wenn auch in anderem und weit engerem Sinne als die Erdräume, die als die Lebensräume für Pflanze und Tier zugleich anzusprechen sind. Siehe FRIEDERICHs 1930; KROGERUS 1932 u. a.

bestimmten Formicidenarten bewohnt werden. Das schließt nicht aus, daß solch eine Ameisenpflanze, die als der Wohnwirt (myrmecodome Pflanzen, WARBURG 1892) bestimmter Ameisenarten anzusprechen ist, zugleich auch den gesamten Nahrungsbedarf ihrer Wohngäste deckt oder einen Teil derselben (myrmecoxene Pflanzen, WARBURG 1892).

Das Myrmecophytenproblem ist also zunächst ein Siedlungs- und ein Ernährungsproblem.

Siedlungsbedingungen. Vorbedingung für Siedlung ist Siedlungsmöglichkeit, die eine Pflanzenart in allen ihren Teilen den verschiedenartigsten Kolonisten bietet. Da die Ameisen im Mittelpunkt unserer Untersuchungen stehen, haben wir von diesen auszugehen und in erster Linie ihre Siedlungsmöglichkeiten *in* (weniger *auf*) Pflanzen ins Auge zu fassen, doch muß an sich die gesamte Lebensgemeinschaft der Ameisenpflanzen Berücksichtigung finden, da sie von Bedeutung ist zur Klärung des Myrmecophytenproblems, speziell zur Klärung des Ernährungsproblems und der Frage des gegenseitigen Nutzens (WHEELER 1921, 1929 u. a.; BEQUAERT 1922; BAILEY 1922, 1923, 1924; SKWARRA 1934).

Ameisen können außerhalb und innerhalb der Pflanzen siedeln, können lebende und tote Pflanzen bewohnen.

Erleichtert wird die Gründung von Niederlassungen im Innern von Pflanzen und ihren Teilen durch das Vorhandensein von natürlichen Hohlräumen oder zum mindesten durch die Möglichkeit der leichten Herstellbarkeit von Räumen, die sich durch eine gewisse Geschlossenheit auszeichnen, so daß die Bezeichnung Hohlräume für sie gerechtfertigt erscheint.

Es erhebt sich nunmehr die Frage, bei welchen Pflanzen und in welchen Teilen derselben kommen natürliche Hohlräume vor, welcher Art sind sie und schließlich: welches sind die Bedingungen, die eventuelle Einmieter pflanzlicher Hohlräume vorfinden. Erst nach Prüfung der existenz-ökologischen Fragen, die den Hohlraum als Lebensraum betreffen, kann auf die Einwohnerschaft zunächst der Hohlräume, dann der ganzen Pflanze eingegangen werden, auf die Besonderheiten der Lebensweise, die Ursache eventueller Dominanz einiger Mitglieder der Organismengesellschaft und damit auf den Grad der Spezialisierung dominierender Arten.

Hohlräume. Es gibt eine Reihe von Pflanzen aus verschiedenen Familien, die zu ihren Lebzeiten mit fortschreitendem Wachstum Hohlräume in ihrem Innern bauen, sei es durch Sparkonstruktion bei der Anlage hohler oder gefächerter Stämme (z. B. solcher mit sog. Internodien), sei es durch Schrumpfung von Markgewebe (z. B. in Hohlstengeln, Stipulardornen usw.), sei es durch Ausbuchtung von Blattscheiden (bei manchen Bromeliaceen), sei es durch Bildung von Blattaschen (z. B. bei *Tococa*) usw., kurz natürliche Höhlungen, die ohne jegliche Einwirkung von außen her z. B. durch tierische Eindringlinge sich gebildet haben. Gallenbildungen und ihre Höhlungen können nicht den natürlichen Hohlräumen

zugerechnet werden, ebensowenig die durch die zimmermännische Tätigkeit (Meißel-, Bohr- und Nagearbeit) von Tieren hergestellten Hohlräume; die letztgenannten müssen im Gegensatz zu den natürlichen Hohlräumen als Aushöhlungen bezeichnet werden. Es gibt auch Grenzfälle und Übergänge zwischen den beiden Arten von Hohlräumen — natürlichen und künstlichen — an lebenden Pflanzen, so z. B. kann der Hohlraum in *Acacia*-Dornen ebensogut als ein künstlich beeinflusster angesprochen werden, da das Mark der Stipulardornen leichter und rascher schrumpft, sobald Ameisen das betreffende Dornpaar anbohren, weil die durch die Öffnung begünstigte Verdunstung die Eintrocknung des Markes und die Entstehung eines Hohlraumes infolge Trocknungsschrumpfung beschleunigt. Zudem beseitigen die Ameisen eventuell noch vorhandenes Mark.

Die natürlichen Hohlräume bleiben bestehen, wenn die Pflanzen oder Teile von ihnen absterben, und so bieten sich auch in abgestorbenen Pflanzen und Pflanzenteilen Lebensräume dar, deren ökologische Existenzbedingungen, verglichen mit denen der Hohlräume in lebenden Pflanzen, andere geworden sind, nicht zuletzt infolge der aufhörenden, schließlich mangelnden Saftströmung und der dadurch verwandelten Feuchtigkeitsverhältnisse, ferner durch die Erweichung des Holzes beim Morschwerden usw. Man denke z. B. an die zu Lebzeiten der Pflanzen abgestorbenen Stipulardornen (*Acacia*) oder Stengelteile (*Cecropia*).

Ihnen nicht zu vergleichen sind die infolge Alterung oder Überalterung von Pflanzen sich bildenden Hohlräume (z. B. Hohlwerden von Bäumen durch Zerfall des Kernholzes, Loslösen von Rindenstücken) oder solche, die durch die zimmermännische Tätigkeit (also ebenso wie in lebenden Pflanzen) von Unterkunfts- und Nährstoffsuchern gleichviel welcher Art entstehen und infolge des Nachdrängens und der Weiterarbeit pflanzlicher wie tierischer Organismen sich aus winzigen Anfängen heraus erweitern, so daß sie ihrerseits Höhlungen darstellen, die zum Lebensraum von Organismengesellschaften werden können und auch werden.

Obwohl die Hohlräume — die natürlichen wie die künstlichen — in lebenden wie in toten Pflanzen zu Wohnräumen werden können, müssen sie doch streng voneinander geschieden werden wegen der Abwegigkeit ihrer existenzökologischen Faktoren.

Da zum Begriff der Ameisenpflanze die Bedingung gehört, daß die Pflanze zu *Lebzeiten* zum Ameisennistplatz wird, so sind die Hohlräume lebender Pflanzen, soweit solche bisher bekannt geworden sind, auf die Existenzbedingungen hin zu untersuchen, die ihre Bewohner vorfinden.

Es liegt auf der Hand, daß die Organismengesellschaften, speziell die Ameisenstaaten, in pflanzlichen Hohlräumen lebender Pflanzen zu ihrer Entwicklung einer gewissen Sicherheit vor Störungen bedürfen. Ruhige

Entwicklung ist nur dann einigermaßen gewährleistet, wenn die Hohlräume haltbar und zugleich ausdauernd (perennierend) sind. Blüten und Früchte sind oder haben bisweilen auch Hohlräume, die als Herbergen und als Brutstätte für Tiere mit kurzer Entwicklungsdauer durchaus brauchbar sind, für Ameisen dagegen, die zur Ausbildung ihres Staatenwesens längere Entwicklungszeiten benötigen, sind sie wenig geeignet. Nicht Herbergs- und Fluggäste, sondern Siedler, die am Ort ihre Entwicklung durchmachen, bilden den Grundstock der Organismengesellschaften.

Stellt man bei der Untersuchung der Lebensgemeinschaften pflanzlicher Hohlräume die Ameisen in den Mittelpunkt, so sind demnach die perennierenden Hohlräume lebender Pflanzen in erster Linie zu berücksichtigen. Perennierende Hohlräume haben wiederum zur Voraussetzung, daß die Pflanzen, in denen solche Hohlräume vorkommen, ausdauernde Pflanzen sein müssen, d. h. es handelt sich vorwiegend um Höhlungen (seltener Aushöhungen) in Holzpflanzen und nur in wenigen Fällen um Staudenpflanzen, z. B. epiphytische Bromeliaceen. Das Wesentliche an den sog. Ameisenpflanzen ist also die Tatsache, daß die Pflanzen (BEQUAERT 1922) mehrjährig sind; dadurch ermöglichen sie den Ameisen eine Siedlungsbeständigkeit, die durch die holzige Beschaffenheit der meisten Pflanzen noch erhöht wird. — Bei den Bromeliaceen, wo Versteifung der Wände fehlt, wird diese bis zu einem gewissen Grade durch die vielblättrige Rosette erreicht. Die Wuchsform der Holzpflanzen (Baum-, Strauch-, Lianenform) spielt in der Siedlungsfrage keine Rolle.

Natürliche oder leicht herstellbare perennierende Hohlräume in lebenden perennierenden Pflanzen sind meines Wissens bisher nie in Wurzeln, sondern nur in Stämmen und Stammteilen aufgefunden worden:

in *Rhizomen* z. B. bei epiphytischen Farnen,

Hypokotyl-Knollen, z. B. *Myrmecodia*,

Stamm-Internodien: *Cecropia*, *Triplaris*, *Ricinus*,

Zweigen, z. B. als blasige Anschwellungen bei *Cordia nodosa*, als spindelförmige Verdickungen, z. B. bei *Cuviera* (die Ausbuchtungen von Stengelteilen müssen nach BAILEY 1922 für Hypertrophien der Zweige angesehen werden),

Pseudobulben von Orchideen, z. B. *Schomburgkia tibicinis*,

Dornen, z. B. Stipulardornen der neotropischen *Acacia*-Arten; die blasigen Auftreibungen an den Dornen einiger afrikanischer Ameisen-Acacien sind vielleicht als Gallen anzusprechen, da sie durch die Bohr- und Säugetätigkeit von Insekten (nicht Ameisen) zu entstehen scheinen,

Ausbuchtungen von Blattscheiden, sofern sie genügend abgeschlossene Hohlräume bilden, z. B. bulböse Bromeliaceen, Palmen (*Korthalsia*; hier blasenartige Ligularbildung),

Kammerbildungen auf der Unterseite der Blätter: Blattaschen bei *Duroia*, *Maieta*, *Cola* u. a.

*Zellen in Blättern, z. B. Musa sp.*¹.

In Mexiko kamen zur Untersuchung² Ausbuchtungen von Blattscheiden bei epiphytischen Bromeliaceen, insbesondere bulbusbildende Tillandsien, Pseudobulben (die zu hohlen Hornen umgestalteten Sproßachsen der *S. tibicinis*), Stipulardornen der sog. Dornacacien, Stamminternodien von *Cecropia mexicana*, *Ricinus communis*, Blattzellen von *Musa sp.* Bekannt sind ferner aus Mexiko durch BECCARI 1884, WHEELER und TOWNSEND 1929 die blasigen Zweighypertrophien einer *Cordia*³.

Gelegentliche Ameisennistungen zwischen normalen Blattscheiden (z. B. *Musa sp.*), in Rindenspalten, Hohlzweigen absterbender oder toter Pflanzen und Pflanzenteile, damit also in toten Hohlstengeln von *Conostegia xalapensis*, *Vernonia deppeana*, von vielen Arten von Bäumen, Sträuchern, Lianen, Kräutern, Gräsern, spez. Rohr fallen nicht in das Kapitel myrmecophytischer Pflanzen, sind aber als Vorstufe zu der „obligatorisch coenotischen Association“ (BREQUAERT 1922) anzusehen und daher nicht zu übergehen. Außerdem ist ihre Berücksichtigung notwendig, um die an die Ameisenpflanzen obligatorisch gebundenen Ameisenarten von den fakultativen Arten abzutrennen.

Die Hohlräume in den Myrmecophyten unterscheiden sich durch ihre Lage, ihre Entstehung⁴ und ihre Form, z. B. zylindrisch (*Cecropia*), parabolisch (Blattausbuchtungen der bulbösen Bromeliaceen), hornförmig bei Dornacacien und *S. tibicinis*, kegelförmig bei *Cordia nodosa* usw. Auch ihre Größe ist wechselnd.

Die kleinsten besiedelten Hohlräume dürften das schwammige Zellgewebe der *Musa*-Blätter sein, die in frischem wie auch vergehendem Zustande von kleinen Ameisenarten (keine Minierer) besetzt sind (FOREL 1922, Bd. 2, S. 66, berichtet ebenfalls von Nestanlagen von *Cardiocondyla Wroughtoni* im Innern eines Blattes). Klein sind auch die Blattausbuchtungen von *Till. bulbosa*, während die Höhlungen innerhalb

¹ Die Blattwinkel von *Musa sp.* sind flach, aber ausgedehnt, außerdem für kleine Arten leicht zu erweitern durch Hinzunahme des Blattinnern, dessen schwammiges Zellgewebe natürliche, leicht zu vereinende Kleinkammern bietet. Anlaß zur Niederlassung verschiedenartigster Insekten zwischen den Blattscheiden von *Musa sp.* gibt wahrscheinlich der reiche Saft, der sich daselbst absetzt. — Zu betonen bleibt, daß solche Blattscheidensiedlungen bei Bananen öfters vorkommen; ob sie in ihrem Vorkommen als stetig angesehen werden können, müssen weitere Untersuchungen ergeben.

² Namen der untersuchten Pflanzen in SKWARRA 1934, S. 2, 29—30.

³ Die Zahl der aus Mexiko bekannten Myrmecophyten festzustellen, war wegen der Unerreichbarkeit mancher ausländischen Literatur nicht möglich. Nach BEQUAERT waren bis 1922 aus der neotropischen Region 116 Myrmecophyten bekannt, deren Zahl sich inzwischen etwas vermehrt haben dürfte. Angesichts der reichen Vegetation der tropischen und subtropischen Gebiete ist die Zahl der Myrmecophyten verschwindend klein.

⁴ Der anatomische Bau der pflanzlichen Hohlräume ist eine Untersuchungsaufgabe der Botaniker.

der Stipulardornen bereits mehrere Kubikzentimeter Raum gewähren und die Blattbüsche bei *Aechmea bracteata* Handgröße erreichen und überschreiten. Da große Bromeliaceen laut PICADO 1913 bis zu 20 l Wasser halten können, stellen sie demnach beträchtlichen Nistraum zur Verfügung. Ausmessung der Räume durch Füllung mit Sand würde genaue Größenwerte liefern.

Trotz der mannigfachen Unterschiede in Lage, Form, Größe und Ausbildung haben die pflanzlichen Hohlräume eine ganze Reihe existenz-ökologischer Faktoren, die allen gemeinsam sind. Allen durch Wachstumsvorgänge entstandenen natürlichen oder durch geringe Eingriffe von Eindringlingen geschaffenen künstlichen Hohlräumen, sofern diese in lebenden perennierenden Pflanzen sich befinden und selbst perennierend sind, ist eine gewisse *Geschlossenheit* eigen. Für die von Natur vorhandenen Hohlräume ergibt sich als erstes Erfordernis für etwaige Besiedelung, daß sie trotz dieser Geschlossenheit natürliche Einschlupföffnungen haben, wie die Blattaschen der *Tococa* (BEQUAERT 1922), oder daß sie durch Bohr- oder Nagetätigkeit leicht zugänglich gemacht werden können; z. B. dringen Ameisen in die Internodien von *Cecropia* durch die sog. Protoplasten ein, jene durch Knospendruck entstandenen, mit verdünnter Wandung ausgezeichneten Senken der Internodien, die BAILEY 1922 für *C. angulata* genau studiert hat. (Über Eingänge zu den Hohlräumen s. SKWARRA 1934 und S. 317.)

Selbst bei eventuellem Vorhandensein von Zugängen wie bei den vorhin erwähnten Blattaschen von *Tococa* muß die Geschlossenheit bewahrt bleiben. Sie bedingt *Dunkelheit im Raum* und infolge der Behinderung der freien Verdunstung durch Abschwächung der diese beeinflussenden Außenfaktoren ein gleichbleibendes Maß an Feuchtigkeit, unter Umständen sogar eine Anreicherung derselben. Die Feuchtigkeitsmenge hängt — von Standortsfaktoren abgesehen — von der Dicke der Wandung, der Zahl und Art der ins Freie führenden Zugänge (direkt oder gewunden) ab. In den kleinen, oft dünnwandigen Behausungen können die Ameisen nur dann wohnen und zwar ständig wohnen, wenn ihre Wohnung der Austrocknung nicht zu sehr ausgesetzt ist.

In Höhlungen mit aufwärts gerichteten Zugängen kann die Steigerung des Wasservorrates von feuchtigkeitsgesättigter Luft bis zur Wasserstauung gehen für den Fall der Möglichkeit des Eindringens von Regen. Wasserstauung aber schafft die Vorbedingung zur Entstehung pflanzlicher Aquarien, wie sie z. B. manche epiphytischen Bromeliaceen ganz oder teilweise zum mindesten einige Monate im Jahr darstellen. Da solche Aquarien für Ameisen unbewohnbar sind, scheiden sie für die Betrachtung aus.

In von stehendem Wasser freien Hohlräumen wird aber die Feuchtigkeit infolge der Abgeschlossenheit eine günstige, da gleichbleibende, wenig veränderliche sein, wie auch die Temperatur sicherlich keinem

starken Wechsel unterworfen sein dürfte: der größte Teil der für die Ameisensiedlung in Betracht kommenden Pflanzen sind Waldpflanzen und zwar Waldpflanzen der tropischen und subtropischen Region mit beträchtlichen Niederschlagsmengen, kurz also der feuchten Tropen (BEQUAERT 1922; BAILEY 1922). Eine Ausnahme machen manche Epiphyten mit Xerophytencharakter wie *Till. bulbosa* und vor allem die Dornacacien, die vorwiegend als freie Pflanzen wachsen, zum Teil in dünnen Steppen- und Savannengegenden. Sterben die ursprünglich grünen und als solche eine ausreichende Feuchtigkeitsmenge haltenden Dornen (Verdunstung aus den Zellwänden hält den Hohlraum zunächst noch feucht), so zwingt die verknappende Feuchtigkeit ihre Bewohner, in erster Linie *Pseudo-myrrma*-Arten, zum Umzug in neue Gründornen.

Die Abgeschlossenheit pflanzlicher Hohlräume schafft neben Dunkelheit und gleichbleibender Temperatur noch einen Vorteil: die Möglichkeit zu bequemer Abwehr unerwünschter Eindringlinge, eventuell durch geringfügige Absperrmaßnahmen, etwa Abdichtung von Spalten, z. B. zwischen Blattscheiden der Bromeliaceen, Gitterwerk über Eingangsspalten bei *S. tibicinis* (*Crematogaster*).

In existenzökologischer Hinsicht spielen demnach eine Rolle Beschaffenheit, Lebensdauer und Standort (Klima, Höhenstufe) der die Hohlräume bergenden Pflanzen, sowie die Nachbarschaft derselben. Schließlich darf auch die *Futterfrage* nicht vergessen werden: Vorfinden von Nahrung an Ort und Stelle, d. h. auf oder in der Pflanze oder die Möglichkeit zu leichter Heranschaffung von Proviant aus dem nahen Umkreis derselben spielen bei der Besetzung eine Rolle.

Unter den genannten existenzökologischen Faktoren dürfen die nachstehenden in erster Linie für Anlockung von Einmietern in Frage kommen: völlige Lichtlosigkeit der Hohlräume, die meist günstigen Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnisse, die Möglichkeit zu ungestörter Entwicklung infolge Ausdauer von Pflanze und Hohlraum.

Es ist vorauszusehen, daß mit Rücksicht auf die beiden erstgenannten Faktoren die Mitglieder der sich zusammenfindenden *Organismengesellschaften* (Associationen) zum großen Teil aus dem Kreise der Dunkelheit (absolute oder teilweise) und Feuchtigkeit liebenden Tiere, speziell der *Arthropoden* (diese wegen der Kleinheit der Räume) sich rekrutieren dürften. Nachdem FOREL 1896 durch Zufall entdeckt hatte, daß Ameisen selbst in dünnrohrigen Gräsern nisten, ist der Einwohnerschaft pflanzlicher Hohlräume starke Aufmerksamkeit zuteil geworden, allerdings meist unter ausschließlicher Berücksichtigung der Ameisen, obgleich die Hohlräume auch von vielen anderen Organismen, insbesondere von *Arthropoden*, bewohnt werden. Die Untersuchungen WHEELERS und seiner Mitarbeiter (1921—1929) über die Lebensgemeinschaften von *Cecropia*, *Cordia*, *Tachigalia*, sowie meine im botanischen Teil (SKWARRA

1934) bei den jeweiligen Pflanzen gemachten Angaben über die Einwohnerschaft pflanzlicher Hohlräume lassen erkennen, daß Ameisen zum Teil dank ihrer individuenreichen Kolonien das Hauptkontingent unter den Bewohnern pflanzlicher Hohlräume — sofern in ihnen kein stehendes Wasser vorhanden — darstellen, insbesondere wenn die Wohnpflanze neben dem durch die Höhlungen gebotenen Nistraum zugleich Ernährungserleichterungen gewährt (Drüsenausscheidungen, BELTSche Körper usw.). Ernährungsfragen SKWARRA 1934 und S. 326.

Für Koloniegründung und Siedlungsbeginn erweisen sich die Dunkelkammern durch ihre Kleinheit besonders geeignet; je winziger der Raum, um so leichter für das neu eindringende ♀, sobald es auf solitäre Koloniegründung angewiesen ist, sich abgeschlossen zu halten bis zur Entwicklung der ersten ♂. Aber die Kolonie braucht bei zunehmender Individuenzahl Ausdehnungsmöglichkeit. Ameisen pflegen in pflanzliche Hohlräume erst dann einzudringen, z. B. in die Dornen der Ameisenacacien, wenn dieselben die Grenze ihres Größenwachstums fast oder ganz erreicht haben; eine Ausnahme bilden die *Cecropia*-Kammern, die bereits in sehr frühem Jugendstadium als Kolonisationsraum in Anspruch genommen werden; doch ist auch ihr Längen- und Dickenwachstum beschränkt. Es besteht also dem Anschein nach geringe Ausdehnungsmöglichkeit für die in einem natürlichen pflanzlichen Hohlraum eingeschlossene werdende Kolonie. Die geringe Größe des Nistraumes innerhalb der Dunkelkammern — jede muß einzeln gewertet werden — kann demnach leicht als Hindernis gedeihlicher Entwicklung der darin siedelnden Ameisenkolonie angesehen werden: der wachsende Staat braucht für die sich mehrende Brut wachsende Räume. Es können in pflanzlichen Hohlräumen außer volkschwachen Ameisenarten volkstarke Arten nur dann dauernd ihre Zelte aufschlagen, wenn auf den myrmecodomen Pflanzen die Möglichkeit zu bequemer Nestvergrößerung gegeben ist. Die Forderung um ausreichende Nestvergrößerung erfüllen die Ameisenpflanzen durch ihr *eigenes* Wachstum.

Mit fortschreitendem Wachstum der Pflanzen bilden sich neue Hohlräume, z. B. die Jungdornen an Spitzen- und Seitentrieben der *Acacia*-arten, die neu entstehenden Internodien bei *Cecropia* usw. Bei den Bromeliaceen bauchen sich die ursprünglich einander eng umschließenden, zu innerst gelegenen Blattbasen aus und schaffen dadurch der sich ausbreitenden Kolonie Nistkammern, zudem wachsen die Bromeliaceen oft in Komplexen. Es kann also eine Kolonie im Bedarfsfalle alle dem Komplexwuchs der betreffenden Bromeliacee angehörenden Pflanzenindividuen in den Nestbereich einbeziehen oder schließlich in der engen Nachbarschaft auf dem gleichen Wohnbaum in gleichen oder anderen Bromeliaceen sog. Tochterkolonien errichten, so daß im besten Falle alle Bromeliaceen eines Baumes eine polycladische Riesenkolonie darstellen können (SKWARRA 1934, S. 40). — Die gleiche Möglichkeit zur Bildung

solcher Kolonien ist also auf allen Pflanzen vorhanden, in denen bei fortschreitendem Wachstum neue Hohlräume sich bilden.

Neben der Möglichkeit zur Ausbildung polycladischer Kolonien einer Ameisenart in sämtlichen Hohlräumen ein und derselben Pflanze besteht die Möglichkeit zur Entstehung von einem *Nebeneinander von Kolonien* verschiedener Arten, weil die einzelnen Hohlräume jeder für sich einen abgeschlossenen Nistraum darstellen. Das gilt für die Internodien der Cecropien (zum mindesten im Jugendstadium derselben), die Dornen der Acacien, die Pseudobulben der *Schomburgkia* und schließlich auch für die ausgebuchteten Blattscheiden der Bromeliaceen, d. h. für die in Mexiko untersuchten ameisenbewohnten Pflanzen und mehr oder weniger auch für Ameisenpflanzen anderer Gebiete. Die Bromeliaceen bieten unter allen von mir untersuchten Pflanzen die beste Möglichkeit zur Anlage benachbarter Nester ohne Zusammenhang der einzelnen Kolonien. WHEELER nennt solche Nestnachbarschaft Parabiose (der Ausdruck stammt von FOREL 1898); sie ist auf Bromeliaceen meines Erachtens weniger eng als z. B. auf Acacien und Cecropien, weil die Eingänge zu den innerhalb der Bromeliaceen befindlichen Einzelnestern so liegen können, daß die Ameisenarten einander nicht unbedingt zu begegnen brauchen, während ein Sichüberschneiden der Futtersuchwege der einzelnen Arten auf den Dornacacien wegen der Dünnhheit der Stämmchen kaum zu umgehen ist. Andererseits wird es Fälle geben, da man weder auf *Cecropia*, noch auf *S. tibicinis* von einer Parabiose sprechen kann, wenn nämlich nicht die ganze Pflanze, sondern nur wenige einander überhaupt nicht berührende Zweigspitzen bzw. Horne besetzt sind. Die Enge der Nachbarschaft, der Grund der Parabiose ist sehr verschiedenartig. Nisten z. B. zwei Kolonien verschiedener Ameisenarten in ein und demselben Horn von *S. tibicinis*, so benutzen sie den gleichen Ausgang, denn es gibt nur einen natürlichen Zugang an der Basis des Hornes. Freilich könnte das vernarbte Loch eines Spechteinhiebs (SKWARRA 1934, Abb. 30) der in der Spitze eines Hornes nistenden Kolonie als Eingang dienen, während das Grundtor für die in der Basis angesiedelte Art den Weg ins Freie bietet.

In den Bromeliaceen sind an sich soviel vollständige Kolonien möglich, so viel Blätter und damit Blattwinkel die Pflanzen haben, da die Blattscheidenbäuche gegeneinander durch enges Anschmiegen der Ränder und die Faltung ihrer Blattscheidenränder gut isoliert sind (SKWARRA 1934, S. 28). Wo die natürliche Abdichtung nicht ausreicht, setzt künstliche Abdichtung durch die Ameisen ein.

Die Abgeschlossenheit der Kammern bietet Schutz gegen eindringendes Wasser und gegen Tierfraß. Hob ich bei Durchsicht der Bromeliaceen die Kammerung auf, indem ich sämtliches Material aus einer Pflanze in einen Beutel schüttete, so fand ich bei abendlicher Nachsuche schon ein gut Teil der einstigen Besatzung vernichtet: infolge Beseitigung der

trennenden Schutzwände war die Möglichkeit zum Überfall und erbitterten Kampf geschaffen und genutzt. Collembolen und Larven waren Räubern zum Opfer gefallen, die ersten wohl Pseudoskorpionen, die letztgenannten räuberischen Ameisen oder Staphyliniden. Carnivore Ameisenarten vernichteten die Brut ihrer bisherigen Nachbar-Formiciden in solchen Fällen restlos und rasch.

Wie gut die gegenseitige Abgrenzung der einzelnen Hohlräume in Bromeliaceen sich auswirkt, zeigt am besten die Regellosigkeit der mehrfachen Besiedlung einer Wohnpflanze (SKWARRA 1934, S. 64). Die Zahl der in einer Wohnpflanze nebeneinander in Parabiose nistenden Arten ist wechselnd, aber im Durchschnitt klein. In den Bromeliaceen fanden sich vorwiegend 1—2, seltener 3, $1 \times$ in *Till. streptophylla* 5 Arten. Auf den Dornacacien nisteten selten mehr als 2 Arten und meist nur dann, wenn die ursprünglichen Bewohner, *Pseudomyrma*-Arten, das Feld geräumt hatten, und in die in Abtrocknung begriffenen, daher verlassenen Dornen andere Arten eingewandert waren. Beispiel SKWARRA 1934, S. 86/87: in den trockenen Dornen einer *A. cornigera* siedelten 6, in den grünen Dornen 3 Spezies, so daß ein Strauch 8 verschiedene Arten in Parabiose beherbergte. In *Cecropia mexicana* lebten im allgemeinen 2, selten 3—4 Arten in friedlicher Nachbarschaft. Im jugendlichen Alter des Baumes kann die Zahl höher sein; jede Kammer könnte bestenfalls eine andere koloniegründende Art bergen. Mittlere Bäume haben 1—2 Arten, alte Bäume wieder mehr, weil dann absterbende Zweige zum Siedlungsraum für Arten werden, die in lebenden Kammern von *C. mexicana* nicht zu wohnen pflegen. Für *S. tibicinis* liegen außer meinen eigenen Untersuchungen (SKWARRA 1934) bisher nur 2 bis 3 Einzelmeldungen über ihre Ameiseneinmieter vor. Innerhalb eines Hornes nisteten nie mehr als 2 Arten, auf einer Pflanze im Maximum 6 Arten.

Die Aufteilung der Wohnräume einer Wohnpflanze an die verschiedenen Ameisenarten geschieht nicht nach bestimmten Gesichtspunkten, die etwa durch die Größe oder die Wehrhaftigkeit der Ameisen bedingt sind. In den Bromeliaceen saßen oft, jedoch nicht stetig die großen Arten außen, die kleinen innen, weil die äußeren Räume größer waren, also eine völlig natürliche Vermietung, bei der stark der Zufall mitspielt, welche koloniegründenden ♀ eindringen und wo sie eindringen. Bisweilen war der von einer Art eingenommene Blattwinkel von den Nestern einer anderen Art völlig umschlossen (WHEELER 1910, SKWARRA 1931), oder zwei Arten wechselten in der Reihenfolge von außen nach innen miteinander ab: z. B. in *T. Balbisiana*: *Crem. sculpturata phytoeca* und *Sol. picta* (SKWARRA 1934, S. 50).

Regel war, daß mit dem Absterben der Hohlräume oder der Pflanze an sich die Besetzung wechselte (*C. mexicana*, *Acacia*-Arten) oder die Pflanze ganz aufgegeben wurde, z. B. Horne der *S. tibicinis* und

Bromeliaceen. Trockene Bromeliaceen waren fast durchgängig nestfrei, aber noch ein ausgezeichneter Schlupfwinkel für andere Arthropoden.

Eine vertikale Raumaufteilung in den Ameisenpflanzen war selten spürbar, vereinzelt z. B. in den Hornen von *S. tibicinis*. Von einer mehretagigen Besetzung einer Pflanze konnte in großen Bromeliaceen die Rede sein, da bei Laubeinfall Siedlung auch zwischen den Blättern des Einfalllaubes möglich war. Doch nisteten in dem Laub selten Ameisen, vorwiegend andere Arthropoden; oft Wanzen, Spinnen, Opilioniden. — Die Ameise *Myrmelachista skwarrae* hielt sich mit ihren kleinen Kolonien nie in der Tiefe der Blattwinkel, sondern immer im oberen Abschnitt der Blattbäuche von *T. circinnata*; vielleicht um durch evtl. seitlich eindringendes Regenwasser nicht behindert zu werden.

Die Artendichte von Ameisen in jeder Pflanze ist bei einiger Vorsicht feststellbar (manche Arten flüchten rasch), nicht aber die Koloniedichte, besonders wenn nur eine einzige Art in der Pflanze nistete (Schwierigkeit der Abgrenzung der einzelnen Kolonien). In den seltensten Fällen war die ganze Pflanze besetzt, in Mirador am stärksten und gleichmäßigsten die jungen Dornacacien und die jungen Cecropien. Selbst in den Bromeliaceen waren oft 1—2 Blattbäuche nur bewohnt. Zu den Arten, die häufig eine ganze Tillandsie durchsetzten und ausfüllten, gehörten die brutreichen *Pheidole punctatissima*, *Crem. brevispinosa*, *Crem. sumichrasti*.

Daß die enge Kammerung und die Abgeschlossenheit der Räume von Vorteil bei der Koloniegründung sind, erwähnte ich schon (S. 313): es können mehrere ♀ einer oder mehrerer Arten zugleich, nebeneinander¹ und doch getrennt zur Koloniegründung gelangen. Die gute Isolierung der Kammern macht, wie der Befund in *T. circinnata* wiederholt bewies, nachträglichen Zuzug weiterer Arten möglich, und zwar wiederum durch koloniegründende ♀ oder Einzug ganzer Kolonien. Mit dem Untergang zahlreicher ♀ ist zu rechnen. Er ist besonders auffällig bei *Cecropia-Azteca*-Arten durch Parasiten und bei *Acacia*-Ameisen (Ursache unbekannt). Die Frage des Überganges von Pflanze zu Pflanze zu Zwecken der Koloniegründung ist für die Ameisenweibchen sehr bequem, da sie geflügelt sind. Aber auch Wanderung führt sie leicht zu nahe gelegenen, ihnen genehmen neuen Pflanzen, da die meisten Ameisenpflanzen gesellig vorkommen. Bromeliaceennister können auch durch Fallenlassen in tiefer wachsende Pflanzen an Baum und Strauch gelangen.

Die Besiedlung der Myrmecophyten geschieht meist im Jugendalter, teils auf dem Wege der Koloniegründung (in der Mehrzahl der Fälle), teils auf dem Wege des Um- und Ausbreitungszuges, doch muß jede Pflanze eine durchschnittliche Minimalgröße erlangt haben: *Acacia cor-nigera* etwa 30 cm Höhe, *C. mexicana* etwa 45 cm, (*C. peltata* dagegen 1—2 m!), Bulbustillandsien einen Durchschnitt von 2,5—3 cm.

¹ Es ist hier nicht an die gemeinsame Koloniegründung mehrerer ♀ ein und derselben Art, z. B. *Crem. sumichrasti*, im gleichen Koloniegründungsraum gedacht.

Nestbau: Die durch versteifte Wände festgefügte Form der auf S. 309 genannten Hohlräume enthebt die Ameisen eines eigentlichen Nestbaues, zum mindesten des Rahmenbaues.

Die einzigen Bauarbeiten, die die Ameisen in den festgefüigten Hohlräumen zu leisten haben, sind daher die Schaffung von Zu- und Eingängen bzw. Zufahrtstraßen, Abdichtungen gegen andrängende Feinde oder Wasser, und schließlich Raumaufteilung durch Galerien und Treppenbau.

Schaffung von *Ein-* und *Zugängen* sind fast in allen Fällen notwendig, Abdichtungen und Galerienbau sind für die untersuchten Hohlräume nur in besonderen Bedarfsfällen vonnöten. Als Eingänge nutzen die Ameisen dank ihrer Anpassungsfähigkeit die von der Pflanze dargebotenen Möglichkeiten zum bequemen Eindringen in die Hohlräume aus. Blatttaschen sind im allgemeinen offen, in solchen Fällen kommt Einrichtung von Zugängen in Fortfall, deren Lage und Form bereits durch die Eigenart der jeweiligen Pflanze festgelegt ist. Doch auch von den einzubauenden Zugängen kann Lage und Form bis zu einem gewissen Grade durch die Myrmecophyte vorbestimmt sein, z. B. die durch dünne Schichten von Zellgewebe ausgezeichneten Knospendruckstellen der Cecropien, die Prostomata, oder die im weichen Gewebe zwischen den Gefäßbündeln sich bildende Spalte am Grunde der *S. tibicinis*-Pseudobulben (lokales Absterben des peripheren Gewebsringes nach DANNECKER 1898). Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Ameisen bei den Stipulardornen deshalb die Spitze als Eindringungsstelle wählen, weil sie das jüngste und daher weichste Gewebe darbietet. Am Grunde von Dornen befindliche Löcher sind meiner Erfahrung nach keine Ameisentore, wie in der Literatur angegeben, sondern Ausschlüpfportalen dornbewohnender Microlepidopteren. Auch die von ameisenfressenden Vögeln in Ameisenpflanzen eingehackten Löcher sind nicht als Eingänge der Ameisen zu werten. Zu den jeweiligen Nestern in den Bromeliaceenblattwinkeln führen als gedeckte Tunnelwege die Blatteinrollungen, die sich bei den meisten Epiphyten, speziell den Tillandsien mit stark xerophytem Einschlag finden (*T. Balbisiana*, *T. pruinosa*) und die der Längsrichtung der Blattspreite parallel verlaufen. Auch die Blattfalten, die sich in den Rändern der Blattbasen bulböser Tillandsien bilden, um das jeweilige Aufliegen an die darunter lagernde Blattbase zu erleichtern und zu verbessern, bieten eine Möglichkeit, unter die Blattscheide der Bromeliaceen in den von ihr gedeckten Hohlraum zu schlüpfen; größere Arten müssen freilich diese von Natur als Zugänge dargebotenen Blattfalten durch Nagetätigkeit erweitern. — Die Blattknick weisen den Futtersuchern der Kolonien den Weg in verschiedene Blattwinkel, um dort nach Insekten usw. zu suchen. Der Befund in den Pflanzen ließ erkennen, daß Diebsameisen im allgemeinen auf diesem Wege in die Nester ihnen benachbart angesiedelter Ameisen eindringen. Verstopfung des Kniektores verhindert andererseits unliebsame Störung durch unwillkommene Gäste.

Die direkten Zufuhrwege in den bulbösen Bromeliaceen sind nicht durch die Eigenart der Pflanze, sondern durch die Ameisenspezies bestimmt. Es sind Fraßlöcher, die meist in der Mitte der Blätter liegen und bisweilen durch alle Blattscheiden hindurch, bei *Till. streptophylla* noch durch die dem Bulbus anliegenden Blattspreiten, direkt ins Innere führen, besonders wenn es sich um den Besuch von am Schaft saugenden Cocciden handelt. Direkt ins Nestinnere führen also nur die Blattrollungen oder die Fraßlöcher, sofern diese letztgenannten durch alle Blattscheiden hindurch bis zum Neste gehen, während die Blattknicke einen mehrfachen Umweg von Blattwinkel zu Blattwinkel aufnötigen entsprechend der spiraligen Anordnung der Blattrosette, sofern sie nicht in Verbindung mit Fraßlöchern als Zugangsmöglichkeit ausgenützt werden.

Es scheint, daß *Crematogaster brevispinosa*, wenn sie die erste Siedlerin in der Pflanze ist, die direkten Zugänge nicht in die Mitte der Blätter, sondern näher nach dem Ballen der Haftwurzeln zu verlegt, in 1—2 cm Entfernung davon, doch fand ich in *Till. circinnata* die gleiche Art auch mit in der Blattmitte eingenagten Öffnungen, die von einem braunen etwa 2 mm breiten Rand (entstanden durch Eintrocknung an der durch Nagen entstandenen Wundstelle) umgeben sind, der durchweg sehr glatt war. Die Größe der Eingänge richtet sich nach der Art; der Durchmesser der Eingänge von *Crematogaster*-Arten bewegte sich zwischen 1—1 $\frac{3}{4}$ mm, bei großen Arten auch 6 × 8 mm. *Crematogaster brevispinosa* pflegte ihre Nesteingänge (Regel in *S. tibicinis*, in Bromeliaceen selten) durch ein Gitterwerk aus brauner Kartonmasse abzusperren, eine Maßnahme, die sich nur gegen Eindringlinge auswirkte, die größer waren als sie selbst. Dies Gitterwerk muß sicher für den Ausflug der geflügelten ♀ zerstört werden, da dieselben durch die engen Maschen des Torgitters nicht hindurchschlüpfen können.

Die Form der Eingänge war sehr variabel, bald ein Kreis, bald eine Ellipse, bei *Pheidole punctatissima* bisweilen fast quadratisch, beinahe 1 qcm groß. Wo also Form und Lage durch die Eigenart der jeweiligen Myrmecophyten nicht vorbestimmt ist, wandelt sie sich mehr oder weniger durch die Ameisenart, z. B. konnte man an *Acacia*-Dornen erkennen, ob *Camponotus planatus* oder *Pseudomyrma* die Einwohner waren: Jedes Dornpaar hat, wie aus der Literatur bekannt ist, ein Eingangsloch an der Spitze nur eines Dornes; die Form ist rundlich bei den üblichen Einwohnern, den beiden *Pseudomyrma*-Arten, während *Camponotus planatus*-Varietäten ihren Eingängen elliptische Form geben, so daß schon die Zugangsöffnung auf andersartige Bewohner schließen läßt. Sobald sich Öffnungen auch oder nur am Grunde des Dornpaares finden, ist mit Ameisenbesetzung, vor allem Ameisenbrut nicht zu rechnen (Ausgänge = Schlupflöcher von Microlepidopteren, SKWARRA 1934, S. 84).

Die Eingänge in *Schomburgkia tibicinis* lagen stets am Grunde der Horne zwischen den Falten des Pseudobulbus, wo entweder eine beim

Wachstum entstandene Spalte das Eindringen erleichterte, oder wo dünne Wandung (zwischen den Gefäßbündeln) verhältnismäßig leicht zu durchdringen war. Nach DANNECKER 1898 bildet der Spalt sich stets von selbst, also auch in Abwesenheit von Ameisen, wird aber wegen seiner verdeckten Lage am Grunde leicht übersehen. Die nach unten verlagerte Öffnung hat den Vorteil, daß die zu ihrer Erweiterung notwendige Nagetätigkeit in beschatteter Verborgenheit geleistet werden kann.

Die Eingänge bei *Cecropia mexicana* sind genügend besprochen worden (SKWARRA 1934). Ihre Lage ist konstant (jeweils über der Blattansatzstelle), sie finden Nutzung als Ausgang nur in Jungtrieben, bei besetzten Bäumen daher nur in den Zweigspitzen, nie am Stamm (Unterschiedlichkeit gegen *C. adenopus*). Größe in 3 mm dicker Holzwand 1—1½ mm; Baum 1,80 m hoch; Lumen der oberen Triebe 1,5—2 cm. Die Schaffung der Querverbindungen zu Nachbarkammern tritt erst bei Kolonieverstärkung durch die ♀ ein, in Gefahrfällen auch durch Mitarbeit der ♀, wie ich gesehen. Die Löcher sind sehr mannigfaltig in Form und Größe.

In *Hohlstengeln* führte die Eingangsöffnung direkt ins Freie, und zwar quer durch das Holz senkrecht zur Stengelachse (dann hatte die Pforte im Längsschnitt die Form eines Kegelstumpfes) oder im Verlauf des Markstranges bis in die zufällige Ausmündung eines abgebrochenen Seitentriebes. Direkte Ausgänge werden von einigen Arten z. B. *Camp. abditus* durch Soldaten mit abgeschrägten Köpfen verschlossen.

Die in Epiphyten und Cecropien anzutreffenden großen Löcher mit stark zerfetztem Rand sind nicht — wie schon betont — in die zusammenfassende Betrachtung eingereiht, da sie von ameisenräuberischen Vögeln (Spechten) herrühren; sie sind als solche für *S. tibicinis* von DANNECKER 1898 richtig gedeutet, von ROSS 1909 dagegen nicht.

Straßen- bzw. Tunnelbauten scheinen Pflanzenhohlräume bewohnende Ameisen selten anzulegen. Ich fand nur an den glatten Stämmen der Wohnbäume von *Azteca foreli* var. *eiseni* gedeckte Wege (SKWARRA 1934) aus Mulm, die Zufuhrstraßen zu verschiedenen Teilen ihres Nestes und Besuchwege zu Cocciden darstellen. Gleichen Zwecken (Coccidenbesuch) dienen auch die unter Rinde minierten oder unter Moos versteckt liegenden Aufgänge der erdnistenden *Sol. geminata*.

Abdichtung. Die Frage der Abdichtung spielt bei den abgeschlossenen Räumen in Dornen, Cecropien, Pseudobulben der Orchideen, Holzwägen keine Rolle, nur hier und da ist die Vermauerung von zu großen, das Nest gefährdenden Löchern (gleichgültig welcher Entstehungsart, oft z. B. durch Arbeit von Vormietern geleistet) nötig wegen Gefahr der Austrocknung, zu starken Lichteinfall, des Eindringens ungebeter Gäste. Für die Ameisen der Bromeliaceen ist die Frage der Abdichtung eng verknüpft mit der Existenzfrage. Die Existenzmöglichkeit des Nestes in diesen nach oben nicht dicht geschlossenen Blattwinkeln ist abhängig

von der Möglichkeit wasserdichter Abdämmung des Nestraumes gegen das in der Regenzeit eindringende Wasser. Zwar gibt PICADO 1913 an, daß eine Reihe der jeweiligen Blattwinkel auch während der Regenzeit als Terrarien bestehen bleiben, vornehmlich die peripher gelegenen, meines Erachtens nur deshalb, weil aus ihnen infolge lockerer Blattstellung das Wasser leichter und rascher abfließen kann, was im centralen, dicht schließenden Teil gar nicht möglich ist. Dieser kann höchstens infolge natürlicher Verstopfung mit Einfallaub wasserfrei bleiben (man denke nur an durch Blätter verstopfte Dachrinnen).

Normalerweise ist mit dem Eindringen des Regens, sofern die Pflanze aufrecht steht, in alle Blattwinkel zu rechnen, weil diese nach oben mehr oder weniger offen sind. Da eindringendes Wasser, selbst wenn es leicht wieder ablaufen kann, stets eine Gefährdung für terricole Insekten, Collembolen, Ameisen und ihre Brut bedeutet (Unterbindung der Atmung, Herabsetzung der Körpertemperatur, Erstarren der Tiere, dieses beobachtet an *Crem. sculpturata* ssp. *phytoeca*), so muß, sollen die Epiphyten als Nesthalter in Frage kommen, die Wassergefahr durch Abdichtung beseitigt werden, wie es durch die in Bulten und Krüppelkiefern von Hochmooren nistenden Ameisen geschieht, speziell durch *Lasius niger* (SKWARRA 1929). Die nicht nach oben abgedichteten Blattkammern können, da sie von Natur nach den Seiten hin genügend geschlossen sind, Wasser halten, ohne nachbarliche Ameisenbesetzung zu stören. Ich fand z. B. *Neop. villosa* in mittleren Blättern von *Ae. bracteata*, deren centrale und periphere Kammern stehendes Wasser aufwiesen, ebenso *Ph. punctatissima* in *Till. dasyliriifolia* in voller Lebenskraft.

Die Abdichtung ist am leichtesten in bulbösen Tillandsien und Bromeliaceen: *Ae. bracteata*, *T. Balbisiana*, *T. circinnata*, *T. streptophylla* durchführbar, weil die Blätter sich oberhalb des Zwiebelbulbus eng aneinander schmiegen. (Abb. 1.)

Als *Abdichtungsmaterial* kommt in erster Linie das in den Pflanzen vorhandene Material in Frage: Raupenkot, Spreu, hineingewehte Erde, Zerfallstoffe von Einfallaub, Rindenkrumen, ferner Insektenreste, vielfach auch Reste toter Kameraden und fremder Arten, Flügeldecken von Käfern, Fraßreste und sogar Puppenhäute. Da vielerlei von dem aufgezählten Material sich auch in unbesetzten Pflanzen findet, haben die Pflanzeneinmieter ein Heranschleppen des Abdichtungsmaterials aus weiter Umgebung kaum nötig; andere Tiere, selbst der Wind sind Helfer beim Häufen verwendbarer Substanz. Falls die Fremdstoffe nicht ausreichen, finden die bauenden ♂ und ♀ an den Epidermisschuppen der jeweiligen Epiphyten (Tillandsien) reiches und gutes Dichtungsmaterial, das viel in Gebrauch genommen wird. Seitliche Abdichtung ist, wie schon hervorgehoben, in den seltensten Fällen vonnöten. Dichte und Dicke, bzw. Breite des Walles variieren ungemein. Die Normalbreite betrug etwa $\frac{3}{4}$ cm.

Die Frage der *Raumaufteilung* innerhalb der verhältnismäßig kleinen, in sich geschlossenen natürlichen Pflanzenhöhlungen, deren lebende Wände eine ausreichende Versteifung darstellen (Holzwände oder Rosettenanordnung der Blätter oder Gefäßbündel, diese z. B. bei *S. tibicinis*),



Abb. 1. *Tillandsia streptophylla*, junge und blühreife Pflanze als Typus bulböser Tillandsien. Die gelockten Blattspreiten decken den durch Ausbuchtung der Blattbasen entstandenen Bulbus. Gez. GUZMAN.

ist von weit geringerer Bedeutung als innerhalb der großen Räume in hohlen Baumstämmen. In diesen finden wir richtigen Kartonbau z. B. bei *Azteca instabilis*, deren Nester riesige Ausmaße zu haben scheinen, ebenso zwischen locker abstehender Rinde und dem dazugehörigen Stamm. In den kleinen Kammern der Ameisenpflanzen bei Mirador war Bauwerk selten.

Ansätze zu Galeriebauten innerhalb natürlicher pflanzlicher Hohlräume zeigten folgende Ameisenarten:

<i>Neoponera villosa</i>	im Centralcylinder von <i>Aechmea nudicaulis</i> ,
<i>Neoponera lineaticeps</i>	in <i>Till. streptophylla</i>
<i>Crem. brevispinosa</i>	in Kammern von <i>Till. Balbisiana</i>
<i>Crem. sumichrasti</i>	in „ „ <i>Till. streptophylla</i>
<i>Azteca xanthochroa</i>	in Internodien von <i>C. mexicana</i>
<i>Azteca foreli var. eiseni</i>	in <i>Aechmea bracteata</i>
<i>Azteca instabilis</i>	in Hornen von <i>S. tibicinis</i>
<i>Iridomyrmex iniquus var. nigellus</i>	in <i>Till. streptophylla</i>
<i>Camp. abdominalis</i>	zwischen Blattscheiden von <i>Musa sp.</i>
<i>Paratrechina vividula</i>	in <i>Till. circinnata</i>

Die Zahl der Ameisenarten, die in den pflanzlichen Hohlräumen eine Art Raumaufteilung durch Galeriebau versucht haben, ist nur gering (10), auch die Zahl der Fälle solcher Kartonansätze ist im Verhältnis zur Zahl der Arten und Kolonien klein.

Als Ursache für die geringe Bautätigkeit der pflanzliche Räume bewohnenden Ameisenarten ist in erster Linie die Kleinkammerigkeit der Hohlräume anzusehen. Keinerlei Kartonbau fand ich in den Stipulardornen der Ameisenacacien (in afrikanischen Dornacacien ist Kartoneinbau vorhanden), ebensowenig in hohlen Zweigen, wo bauliche Tätigkeit nur im centralen Markzylinder möglich ist (z. B. Tunnelgänge von Diebsameisen zu Nachbarräumen, Nestabgrenzungen mit Mark als Abdichtungsmaterial). Innerhalb der Bromeliaceenkammern errichtete *Azteca foreli eiseni* die beste Kartontage, deren Baumasse die Blätter fest aneinander kittete. In allen übrigen Fällen fand ich keine Ausfüllung des Hohlraumes, nur Treppenstufen aus dunklem Karton senkrecht zu den Nestwänden, d. h. den Blattscheiden, oft in mehreren Etagen übereinander. Bei *Iridomyrmex iniquus nigellus* war das Material — schwarzbrauner Karton — stellenweise sehr feucht, haftete aber fest an der Wandung der Blätter. Kartonbau aus schwarzer papierähnlicher Masse in Tillandsien ist bereits durch WHEELER (FOREL 1901) für *Crema-togaster brevispinosa* MAYR var. *minutior* FOR. bekannt. Wabeneinbau von Wespen und Bienen fand ich in *S. tibicinis* mehrfach, Gehäusebauten solitärer Bienen auch in Bromeliaceen.

Sehr dürftig sind die Versuche von *Azteca xanthochroa*, die kleinen Kammern in *Cecropia mexicana* teilweise mit lockeren Kartonsbüschchen von tiefbrauner Farbe zu füllen. Diese schwachen und seltenen Bauansätze zeigen den erheblichen Unterschied in den Nestkonstruktionen der in *C. adenopus* angesiedelten *Azteca muelleri* EM. und der in *C. mexicana* nistenden Arten.

Galeriebau. Treppenstufen, Querleisten an den Wänden der Bromeliaceen sind als Kletterstufen, in erster Linie aber für die Einlagerung der Brut von Bedeutung: die durch die Fächerung erreichte Oberflächenvergrößerung schafft Raum zur Unterbringung großer Larvenmengen, deren

Lagerung so erfolgen kann, daß die fütternden Ameisen leichter zu ihren Pflegelarven gelangen können. — Darum ist es auffallend, daß in den engen wie in den weiten Hohlräumen von Pflanzen Galeriebauten meist fehlen, daß die Brut vielfach wie „Sardinen“ (WHEELER) so dicht neben- und übereinander geschichtet ist; die Ausbuchtungen der Bromeliaceen gleichen oft einem bis an den Rand gefüllten Löffel, aus dem man Larven und Puppen leicht ausschütten kann; in den engen Cylindern der Hohlzweige lagern Larven und Puppen schräg hintereinander aufgereiht.

Vielleicht ist diese Aufhäufung der Brut von Einfluß auf die Körpertemperatur der larvalen Individuen; auch könnte dem durch die Berührung ausgelösten Kontaktreiz eine bedeutsame Rolle in der Entwicklung der socialen Insekten zukommen. Raumengigkeit kann keinesfalls die Ursache für die Haufenlagerung der Brut sein in Anbetracht dessen, daß die Möglichkeit zu bequemer Nestvergrößerung gegeben ist: in englumigen Zweigen oder in Halmen von Rohr usw. durch einfache Verlängerung des Nestcylinders, in Ameisenpflanzen mit neu hinzu wachsenden Hohlräumen durch Besetzung der neuen Räume und so fort.

Da die pflanzlichen Hohlräume den Ameisen Nesträume bieten, die abgesehen von Abdichtungsmaßnahmen und Schaffung von Eingängen, keinerlei Bautätigkeit erfordern, da ferner infolge fehlenden Galeriebaues die Brut in lockerer Anhäufung ohne Umstände niedergelegt zu werden pflegt, so ist, falls Wohnungswechsel bei feindlichen Überfällen oder ungünstiger Abänderung der existenzökologischen Faktoren des Nistraumes (insbesondere Feuchtigkeits- und Temperaturänderungen) notwendig, mit dem Aufgeben des alten Nistraumes kaum Arbeits-, Zeit- und Materialverlust (WHEELER) verbunden. Zudem ist bei dem Überfluß an pflanzlichen Hohlräumen in tropischen und subtropischen Gebieten eine neue Niststätte leicht zu finden, meist nahe der aufgegebenen. Die neu bezogene Wohnung braucht keine Neuwohnung in unserem Sinne, sie kann sehr wohl eine Altwohnung sein, die von irgendeiner Organismengesellschaft vorbesetzt gewesen ist.

Die Geschichte lehrt, daß Verschiebungen der Bewohner eines Gebietes, kurz Völkerwanderungen, dann eintreten, wenn Raum- und Nahrungsmangel herrschen. Gleiche Ursachen, wenn auch nicht die einzigen, lösen in der Tierwelt Umzüge aus und führen zu Abänderungen und Verschiebungen innerhalb der tierischen Belegschaften von Lebensräumen. Bei pflanzenbewohnenden Ameisen kann Raumangel von innen heraus entstehen, d. h. durch zu starke Vermehrung der eigenen Kolonie. Dadurch ergibt sich die Notwendigkeit zur Abspaltung von Tochterkolonien, was leicht geschieht bei Kolonien, die über mehrere ♀ verfügen, oder bei denjenigen Arten, die neue Kolonien nur dann gründen können, wenn die koloniegründenden ♀ von einer Schar eigener ♂ begleitet werden und schließlich durch Abspaltung einer Anzahl von ♀ in Nebenräumen oder weiter abliegenden Höhlen als Herberge oder Station,

aus der später bei Zuwanderung eines jungen befruchteten Weibchens eine neue Kolonie sich entwickeln kann. Veranlassung zum Aus- und Umzug kann ebensogut Bedrängung von außen her sein; wenn volkreiche, biologisch starke und gar noch wehrhafte Arten anrücken, müssen die biologisch schwächeren Arten dem Gegner weichen: z. B. räumte *Pheidole punctatissima* fluchtartig ihren Platz in *Till. streptophylla* und überließ einer anderen *Pheidole*-Art, die sie belästigte, ihren Wohnraum, wie es schien, kampflös, um wenigstens einen Teil der Brut zu retten.

Das Vorfinden von zahlreichen Tierleichen, ja ganzen Serien von toten ♀ in pflanzlichen Hohlräumen, in erster Linie in Bromeliaceen, deutet darauf hin, daß das Aufgeben der Niststätten durch primäre Bewohner nicht immer widerstandslos stattfindet. Es werden in polycladischen Kolonien, wo mehrere Arten in Parabiose nebeneinander leben, sich oft die schwersten Kämpfe abspielen, denn jedwede Störung bedingt Abwehr derselben, deren Stärkegrad erheblichen Schwankungen unterliegt. Der Angriff starker Feinde kann die Organismengesellschaft in pflanzlichen Hohlräumen gleich viel welcher Art vernichten, z. B. wenn Vögel, die mit ihrem Schnabel die Wandung der Pflanzen, sei es *Cecropia*, sei es *Tillandsia* oder *Schomburgkia*, bis in die Hohlräume durchstoßen, ihre Insassen verzehren und die Wohnung für Nachfolger freimachen.

Mieterwechsel kann auch zu Lebzeiten der Ersteindringlinge erfolgen, z. B. wenn *Azteca coeruleipennis* in die von *Azteca xanthochroa* (oder umgekehrt) besetzte *Cecropia*-Kammer gelangt. Wer von beiden an jener Stätte wohnen bleibt, hängt oft von Parasiten, eventuell von Schimmelpilzen — nicht immer also von der Art selbst ab; v. IHERING ist sogar der Ansicht, daß jede *Azteca*-Kolonie ihre Koloniegründungskammer verläßt, und, statt Querwände zu durchbrechen, um die Nachbarräume sich zu eigen zu machen, nach oben in die noch unbesetzten Kammern auszieht. Was geschieht aber, wenn in mehreren Koloniegründungskammern eines *Cecropia*-Stämmchens die ♀ gleichzeitig ausreifen, wenn demnach Mitglieder zweier oder gar dreier Kolonien zum Umzug „nach oben“ anmarschieren? Die Ausbreitung der *Cecropia-Azteca*-Kolonien und ihre eventuelle gegenseitige Durchdringung ist noch ungeklärt.

Doch gibt es Fälle kampflösen Aufgebens primär besiedelter Brut- und Niststätten. Bohrinsekten, die ihren Lebenszyklus in von ihnen durchlöcherten und minierten Pflanzenteilen durchlaufen und vollendet haben, geben sowohl die von ihnen genagten d. h. künstlichen Hohlräume sowie die natürlichen Höhlungen auf, sobald sie zum Imago herangereift sind, z. B. Coleopteren, Dipteren in Lianen, in Pseudobulben von *Epidendrum auritum*. Ihre Bohrwege, ihre Höhlungen nehmen Mitglieder anderer Organismengesellschaften, nehmen sogar auch Tierstaaten ein¹.

¹ Eine übersichtliche Darstellung von der Aufeinanderfolge bzw. dem gleichzeitigen Nebeneinander von Bewohnern pflanzlicher Hohlräume gibt WHEELER 1921, Tafel II für *Tachigalia paniculata* AUBLETT.

Ersteinwohner, und nicht nur diese, sondern auch ihre Nachfolger geben also freiwillig ihren Lebensraum auf, 1. wenn ihr Lebenszyklus vollendet ist, 2. wenn Beunruhigung und Störung durch zahlenmäßig überlegene Belästiger oder durch wehrhafte, kämpferisch eingestellte, angreifende Räuber erfolgt, 3. wenn die existenzökologischen Bedingungen sich für die Ersteinwohner zu deren Ungunsten wandeln, z. B. Feuchtigkeitsveränderungen infolge Eindringens von Wasser (Epiphyten) oder infolge Absterbens der den Hohlraum haltenden Pflanze oder Pflanzenteile und schließlich 4. bei Änderung der Nahrungsverhältnisse oder Raum-Engigkeit.

Wir haben zu unterscheiden zwischen primären, sekundären, tertiären Mietern in lebenden und in abgestorbenen Dunkelkammern. Die primären Siedler in lebenden pflanzlichen Hohlräumen brauchen nicht immer Ameisen zu sein, wie die Befunde für *Tachigalia* (WHEELER 1921) und für Bromeliaceen erkennen lassen; alle als Bromeliaceennister auftauchenden Arthropodenarten können als primäre Siedler auftreten. Dagegen scheinen die Erstnister in *Cecropia mexicana* und in den Dornacacien Ameisen zu sein, und zwar vorwiegend die an diese Pflanzen gebundenen Arten. Die Artenzahl der sekundären Siedler ist für die Mehrzahl pflanzlicher Hohlräume reicher als die der primären Siedler, selbst da, wo keine Kotstoffe, keine Eintragungen die Lebensmöglichkeiten vermehrt haben, wie z. B. in Acaciendornen: hier treten als sekundäre Siedler neben Ameisen Microlepidopteren, Thysanopteren, Spinnen, Pseudoskorpione auf. Eine Ausnahme (Zahl der sekundären Siedlerarten also = oder < die primären) scheinen die Internodien von *C. mexicana* zu machen, in denen ich, solange sie lebend waren, nur ganz vereinzelt sekundäre Eindringlinge gefunden habe.

Um „Succession“ im wahren Sinne des Wortes handelt es sich (HANDSCHIN 1923), wenn Nisträume von ihren ersten Bewohnern verlassen sind und als sekundäre Nister, z. B. wenn die zugehörigen Pflanzen oder Pflanzenteile abgestorben sind, andere Arten auftauchen. So fanden sich in toten *Cecropia mexicana*-Zweigen statt der üblichen *Azteca*-Arten: *Crematogaster brevispinosa*, *Crem. sculpturata phytoeca* (Verf.), *Camponotus abdominalis esuriens* SM. (ROSS 1909); in abgestorbenen Dornen von *A. sphaerocephala* zog *Crem. sculpturata phytoeca* als Nachfolgerin von *Pseudomyrma belti wasmanni* ein. Mit weiteren sekundär eingewanderten Arten dürfte für diese Pflanze zu rechnen sein, denn in toten Dornen von *Acacia cornigera* war die Zahl der sekundären Siedler recht beachtlich: *Xenomyrmex stoll斯基warrae*, *Cryptocerus scutulatus*, *C. pusillus*, *Solenopsis picta*, *Dolichoderus lutosus*, *Camp. planatus* var. *esdras*, also 6 Arten. Über Succession von Ameisen auf Ameisen in Acaciendornen berichtet auch EMERY 1912.

Die primären Siedler sind in vielen Fällen Wegbereiter durch Schaffung von Zugängen oder Vorarbeiter innerhalb des Nistraumes. So dürften

die in Tillandsien lebenden Eulendrauen vielfach die Möglichkeit zur Einwanderung erleichtern, weil ihre Nagetätigkeit Zugänge zu benachbarten Blattbüschen schafft und in den Blattbasen oder den Schäften Wunden verursacht, wodurch das Ansetzen von Cocciden (bessere Saugmöglichkeit) erleichtert wird. Aus diesen Hinweisen erhellt bereits die Beziehung der Ameisen zu anderen Mitgliedern der Organismengesellschaft gleicher oder benachbarter Hohlräume des gleichen Wohnwirtes; das autökologische Problem wird damit zum synökologischen Problem.

Die Siedlungsgeschichte eines jeden Hohlraumes in lebenden Pflanzen ist also mehr oder weniger verschieden und wird wegen der Geschlossenheit der Räume in den seltensten Fällen restlos zu ergründen sein. Hinterlassenschaften, wie Fraßspuren, Fraßreste, Kot, Einbauten allein können verraten, wer die Vorgänger der gegenwärtigen Siedler gewesen sind. Wenngleich also ein Studium des Mieterwechsels innerhalb pflanzlicher Hohlräume auf kaum überwindbare Schwierigkeiten stößt, so kann doch mit Sicherheit damit gerechnet werden, daß nie die gesamte Organismengesellschaft eines Hohlraumes durch eine andere abgelöst wird, denn die Einwohnerschaft pflanzlicher Dunkelkammern kann nicht als eine geschlossene Organismengesellschaft angesehen werden, selbst dann nicht, wenn die Siedler Glieder eines Ameisen-, Bienen- oder Termitenstaates sind. Auch diese sind mehr oder weniger offen für die verschiedenartigsten Einmieter und Beiwohner in den verschiedenen Steigerungsgraden der sog. Gäste. Mit jahreszeitlichen Abänderungen in der Zusammensetzung der Faunengesellschaften pflanzlicher Hohlräume ist in einigen Fällen (Bromeliaceen) ebenfalls zu rechnen.

Wechsel der Einwohnerschaft kann auch in Nestern, die auf den Pflanzen sitzen, beobachtet werden. Ein Webnest von *Camponotus formiciformis*, das ich zu Untersuchungszwecken in die Nähe meines Standquartiers gehängt hatte, wurde von der Eigentümerin verlassen und teilweise von *Camp. planatus* var. besetzt, vielleicht zwecks Ausraubung von Brutresten. Ein anderes Mal hatte *Pheidole punctatissima* sich in dem Nestraum eine Herberge eingerichtet. Ein allem Anschein nach von *Crematogaster montezumia* auf einem Guayababusch gebautes Kartonnest war von *Solenopsis geminata* erobert worden, vermutlich als Stützpunkt für den Besuch der auf der Unterseite der Guayabablätter sitzenden Cocciden. Die ständige Beunruhigung durch die wehrhafte und zudringliche *Sol. geminata* hatte die schwächere *Crem. montezumia* aus ihrer Nistgelegenheit vertrieben. Derartige, wenn auch kurzfristige Beschlagnahmen können nur Arten ausführen, die nicht auf eine einzige Wohnungsart abgestimmt sind.

Ernährung. Wie ich eingangs betont habe, ist die Myrmecophytenfrage ein Siedlungsproblem und ein Ernährungsproblem. Die Siedlungsmöglichkeit in den Hohlräumen ist durch die vorangegangenen Darlegungen erwiesen, die Möglichkeit, in die Dunkelkammern hineinzuzugreifen.

gelangen, ebenfalls — teils auf dem Wege durch natürlich vorhandene Eingänge, teils auf dem Wege durch neu geschaffene Zufuhrwege und schließlich auf dem Wege der Succession. — Die nunmehr wichtigste Frage ist die *Ernährungsfrage*, die Grundlage der Bildung von Organismengesellschaften und erst recht die von Staaten. "Social life encounters serious and urgent difficulties in the matter of food, for the colony must have access to a supply which is abundant, nutritious and easily and continuously available in order that all the adult members as well as the young may be adequately nourished. Such an ideal food-supply is rare so that the social insects are as a rule chronically hungry and in the presence of food positively greedy." WHEELER 1922.

Die Nährmöglichkeit, die die bisher bekannten Myrmecophyten bieten können, lassen sich als *direkte* und *indirekte* ansprechen.

Als direkt *entnommene Nährmittel* sind zu bezeichnen: die MÜLLERschen Körperchen der Cecropien, die BELTschen Körperchen der Dornacacien, die Saftausscheidungen in Nektarien (Blatt- und Blütennektarien), Pflanzensäfte aus Wunden (*Cecropia* z. B.).

Weitere (*indirekte*) Nährstoffe werden Ameisen, in *Tachigalia* auch sozialen Käfern, von den jeweiligen Pflanzen auf dem Umweg über die auf ihnen schmarotzenden Cocciden geliefert, deren Ausscheidungen, in Einzelfällen auch deren Körper von Formiciden gern angenommen werden. Die Bromeliaceen nehmen in der Ernährungsfrage eine besondere Stellung ein: dadurch, daß sie in ihre dunkelfeuchten Hohlräume eine reiche Makrofauna, meist Insekten, von denen die wenigsten Pflanzensaftsauger oder Pflanzenfresser sind, zusammenziehen, bevölkern sie ihren eigenen Organismus und machen denselben zu einem ausgezeichneten Jagdgrund für Ameisen und werden dadurch auch indirekt zum Nahrungslieferanten derselben. Die Ameisen finden bei den Bromeliaceen also neben Coccidenexkrementen reiche Auswahl an tierischer Nahrung unter den Herbergsgästen.

Als myrmecoxene Pflanzen im Sinne WARBURGS 1892, d. h. Wohnung und Nahrung liefernde Pflanzen gelten Cecropien und Dornacacien, *Cecropia*-Arten, sofern sie die MÜLLERschen Körperchen liefern, was bei vielen Cecropien der Fall ist: bei allen, die von Ameisen bewohnt sind, darüber hinaus auch bei solchen, die nicht von Ameisen bewohnt sind. Die Dornacacien der Savannen und des Küstengebietes von Veracruz sind freilich *keine* Dauerlieferanten für Nährstoffe (BELTsche Körperchen und Blattnektarien). Da die Dornacacien Bewohner von Trockengebieten sind, so verlieren sie zeitweise ihre Blätter und damit auch ihre Nektarien und ihre BELTschen Körperchen, demnach sind sowohl die Blattnektariensäfte wie die BELTschen Körperchen keine Nahrung, die das ganze Jahr hindurch den Ameisen gesichert ist. Der gleiche Fall betrifft die Blütennektarien der *S. tbicinis*, die nur 2 Monate im Jahr den Ameisen Nahrungszuschuß zu gewähren vermag, wenn sie überhaupt

blüht, denn nach MASSIAS 1901 hat sie geringe Blühwilligkeit (vielleicht nur in Kultur?).

Die direkte Ernährung durch die Pflanzen ist nur im Falle *Cecropia* eine reichliche und ständige. Diese Tatsache wird dadurch bestätigt, daß die an diese Pflanzen gebundenen Arten (für Mirador *Azteca coeruleipennis* und *A. xanthochroa*) im Umkreis der Cecropien, also als Wanderer am Boden oder auf benachbarten Pflanzen in Mirador zum mindesten tagüber nicht vorgefunden wurden. Nahrungssuche außerhalb ihres Wohnbereiches scheint sich also für sie zu erübrigen (nächtlige Kontrolle ist leider unterblieben).

In allen übrigen Fällen ist, soweit mir bekannt, die Nahrungslieferung durch die Ameisenpflanzen eine mehr oder minder unterbrochene, also keine ständige und auch keine ausreichende. Die aus gelegentlichen Wunden austretenden Säfte, die von Ameisen gern genascht werden, spielen in der Ernährung eine nur untergeordnete Rolle. — Das Abnagen der Innenwände, das bei allen *Cecropia*-Arten in Kammern vollzogen wird (nach meinen Erfahrungen auch bei *C. mexicana*). sieht BAILEY 1922 als eine Glättung an, nicht aber als ein Unternehmen zur Gewinnung pflanzlicher Nahrung. Ameisen, die ich wiederholt beim Abnagen von Epidermisschuppen an den Hochblättern von Bromeliaceen beobachtete, holen diese Schuppen nur zu Abdichtungs-, nicht zu Nahrungszwecken ein. Ob Tillandsiensamen verzehrt werden, war nicht feststellbar, doch fanden sich Samen auch in gut abgedichteten Räumen von Bromeliaceen, wo sie den Ameisen nicht zum Segen gereichten, denn die Haare verklebten bei Feuchtigkeit und behinderten die Bewegungsfreiheit der Tiere. Als Träger von Tillandsiensamen wurden *Pheidole kingi* und *Camponotus sericeiventris* ssp. *rex* notiert, von denen nur die letztgenannte als Pflanzenbewohnerin (*Schomburgkia tibicinis*) hier berücksichtigt werden kann.

Da Aufspeicherung von Nahrung auf längere Sicht nicht in Frage kommt — die geringen Ansammlungen von BELTschens Körperchen, die ich gelegentlich, nicht stetig, in Dornen vorgefunden, sind nicht als Vorräte zu werten — so müssen die Ameisen auf andersartige Nahrung angewiesen sein. Auf die Möglichkeit von Coccidenzuchten, auf die Möglichkeit des Jagens auf tierische Nahrung auf der Wohnpflanze so gut wie in benachbartem Revier, ist bereits hingewiesen worden. Zu erörtern wäre hier noch die Möglichkeit der Anlegung von Pilzzuchten. P. P. CALVERT 1909 hat in dem Banana-Flußgebiet und Juan Vinas, Costa-Rica, 2 Kolonien von *Apterostigma calverti* WHEELER aus einem Pilzgarten unter überhängenden Blättern von Baumbromeliaceen entnommen aus der Höhe von 3—5 m über dem Boden. Die auf Insektenexkrementen wachsenden Pilze schienen die gleiche Struktur zu haben wie bei den durch MOELLER aus Morschholz- und Steinnestern in Südamerika bekannt gewordenen pilzzüchtenden *Apterostigma*-Arten. Mit der Möglichkeit, daß unter den in pflanzlichen Hohlräumen aufgefundenen Arten eine Anzahl auf Pilz-

züchtung eingestellt war, war zu rechnen, namentlich in Bromeliaceen, wo die reichen Detritus- und Kotmengen günstige Basis für Pilzkulturen schaffen. Mir ist es nicht gelungen, derartige Pilzsubstrate in den Bromeliaceennestern von Ameisen aufzufinden; die Erdmengen in den Blattwinkeln waren meist recht locker und ohne Durchwebung mit Pilzhyphen selbst in denjenigen Pflanzen, in denen sich Raupenkotkugeln aufgehäuft fanden; zudem waren Ameisen und Raupen nie in der gleichen Blattnische. Mit Pilzernährung ist unter den Bromeliaceennestern am ehesten bei denjenigen Arten zu rechnen, deren Verwandte bereits als Pilzzüchter bekannt sind, z. B. *Cyphomyrmex rimosus*, die zwar regulär in der Erde oder unter der Rinde von absterbenden Stämmen lebt, nach WHEELER 1925 aber Blütenstücke zu Zwecken ihrer Pilzzucht in Peru und Bolivien ins Nest trägt. BAILEY 1924 ist der Meinung, daß die bisher in Ameisenpflanzen vorgefundenen Pilzwucherungen mehr oder minder als Unkraut anzusehen sind, das freilich die Ameisen selbst in ihren Mundtaschen einschleppen dürften.

Für viele der in den Pflanzenwohnungen aufgefundenen Ameisenarten spielen die Ausscheidungen der mit ihnen vergesellschafteten oder ihnen nur benachbarten Cocciden eine bedeutsame Rolle. Cocciden leben in vielen Arten der pflanzlichen Nester (Bromeliaceen, Cecropien, Tachigalien usw.), fehlen dagegen fast völlig in Acaciendornen und *S. tibicinis*, stecken zahlreich und immerhin auch für Myrmecophytenbewohner erreichbar in Rindenspalten. Am Blattwerk verschiedenartigster Pflanzen schmarotzende Cocciden wurden rege von nachbarlich nistenden Ameisen heimgesucht.

Die Bromeliaceen-Cocciden sitzen in ihren Wirtspflanzen in den Blattwinkeln oder haften an den Hochblättern des Schaftes, in der Mehrzahl aber in Vertiefungen der Schaftbasis, und zwar in gewaltsam geschaffenen Löchern oder braun verfärbten Gängen. Die Größe und Form der Vertiefungen variierten stark. Manche Pflanze zeigte starke Zerstörung durch Fraß, fast völlige Aushöhlungen des gestauchten Stengels.

Die Herstellung der von Schildläusen besetzten Gänge und Löcher kann durch Saugetätigkeit der Cocciden — eine Folgeerscheinung des Saugens wäre Schrumpfung und Kräuselung — nicht entstanden sein, ebensowenig allein durch Raupenfraß, da einstige Besetzung durch Lepidopteren-Larven (vorzugsweise Eulenraupen) am Vorhandensein von Raupenkot kenntlich war. Demnach müßte es denkbar sein, daß die Ameisen, um den Cocciden bessere und leichtere Saugmöglichkeiten zu schaffen, die Wunden durch Nagen vergrößern. Eine Bestätigung dieser Annahme konnte ich nie beobachten, weil die Ameisen beim Öffnen der Bulben aus ihrer Ruhe gebracht wurden und sich entweder zur Wehr stellten oder die Flucht ergriffen. Da aber BAILEY 1922 auf Grund längerer Beobachtungen in Br. Guiana entdecken konnte, daß die Ameisen an Cecropien die für den Saugrüssel von Cocciden undurchdringliche

Zellschicht der Innenwandung beseitigen, um ihnen Saugmöglichkeit zu schaffen, so glaube ich auf Grund des Befundes annehmen zu können, daß wir es in den Bromeliaceen mit der gleichen Erscheinung zu tun haben. Ob Schaffung günstiger Saugplätze auch in *Cecropia mexicana* einzutreten pflegt, habe ich leider nicht beobachtet. *Azteca xanthochroa* wie ihre Schwesternart *Azteca coeruleipennis* trugen ihre Cocciden aus beschädigten Kammern in eifrigen Rettungsmaßnahmen in Nachbarräume, ließen ihnen also sorgsame Behandlung und Schutz zu ihrem eigenen Vorteil zukommen.

Da Cocciden, soweit es sich um die mit Ameisen vergesellschafteten handelt, sekundär, d. h. erst durch die Ameisen in ursprünglich geschlossene Hohlräume der Ameisenpflanzen hineingelangen können (W. ROEPKE 1930 berichtet aus Sumatra, daß fliegende Formicidenweibchen mit jungen Cocciden in den Mandibeln eingefangen wurden, daß also die Versorgung junger Kolonien mit Cocciden vielleicht auf diese Weise gesichert werden kann. — Das Umtragen von Blattläusen und Cocciden durch Ameisen-Arbeiterinnen ist selbst für palaearktische Ameisen bekannt), so sind sie ohne Einfluß auf die Nestanlage, den Anlageplatz und erst recht die Anlageform, die in diesem Falle stets durch die Form des Hohlraumes bestimmt ist.

Die Saugplätze der Bromeliaceen-Cocciden wurden, sobald die Parasiten nicht innerhalb der Blattscheiden, sondern in unbedeckten Hochblättern der Epiphyten festhafteten, von manchen Ameisenarten (*Camponotus phytophilus* in *Tillandsia streptophylla*) durch Spreubaldachine nach der Art der Coccidenställe heimischer Ameisenarten (*Lasius niger*) umbaut. Von Einfluß auf die Nestanlage (Anlageplatz und -form) sind die Cocciden häufiger bei Erdameisen. *Sol. geminata* umbaute von ihrer Kolonie aus oder als Zweigkolonie oft hoch bis an den Stamm hinauf die in Rindenwunden des betreffenden Baumes nistenden weißflockigen Cocciden, so daß fladenartige Nester sich am Baum hinaufzogen, z. B. an *Yucca elephantipes* (1mal beobachtet) und an Orangenbäumen (mehrmals beobachtet). Die ursprünglichen Coccidenställe wachsen sich in vielen Fällen zu Nestern aus.

Keine bedeutsame Rolle kommt den Cocciden bei *Acacia*-Arten zu, denn die Fälle, da ich Cocciden in Dornen aufgefunden habe (1mal mit *Crem. brevispinosa*) sind zu vereinzelt, als daß von einer Zusatzernährung der *Acacia*-Ameisen durch Coccidenexkremente die Rede sein kann. — Klarheit über das Ernährungsproblem der Pflanzenameisen kann neben intensiver Freilandarbeit und experimentellen Beobachtungen nur die anatomische Untersuchung der Tiere und ihrer Larven schaffen.

An Versuchen, dem Ernährungsproblem myrmecophytischer Ameisen durch anatomische Untersuchungen beizukommen, hat es nicht gefehlt (WHEELER und BAILEY 1920; BAILEY 1924 u. a.). Die mühsamen Erhebungen über den Inhalt der Mundtaschen und Mägen von pflanzenbewohnenden Ameisen und ihren Larven haben zur Erkenntnis geführt,

daß die Ameisen allem Anschein nach sogar die ganzen Cocciden verzehren oder zum mindesten als Nahrungssubstrat für ihre Larven verwenden. Vielleicht kann das reiche Ameisenmaterial, das ich den Ameisenpflanzen im Staate Veracruz entnommen habe, helfen, der diesbezüglichen Frage näher zu kommen.

Die in den Hohlräumen lebenden Cocciden sind auch ein Anziehungspunkt für außerhalb der Hohlräume nistende Ameisenarten. Zum Besuch von Bromeliaceen-Cocciden unternahmen außerhalb der Epiphyten lebende Ameisenarten oft lange Anmärsche, unter denen die der Erdnisterin *Sol. geminata* wohl die längsten sind. Ihre Wege finden sich gedeckt durch Moos (wo solches vorhanden ist) oder Rinde. Die Tunnelchaussees von *Azteca foreli* var. *eiseni* auf der Rinde ihrer Wohnbäume (SKWARRA 1934, S. 136) dienen ebenfalls dem Besuch von Cocciden oder Blattläusen an den Jungtrieben der Bäume.

So bedeutsam die Rolle ist, die die Cocciden im Nährhaushalt der Ameisen und in einigen Fällen auch für andere Insekten (*Tachigalia*-Käfer) spielen, es darf nicht übersehen werden, daß nicht alle Cocciden in pflanzlichen Hohlräumen in Beziehung zu Ameisen stehen (FIEBRIG 1909; BEQUAERT 1922; BAILEY 1922). Ich fand sowohl in Cecropien wie in Bromeliaceen z. B. *Till. circinnata* Cocciden in Kammern, die keinerlei Ameisenbesetzung aufwiesen. Daß Nematoden, die sehr wohl in den Gewebesubstanzen der *Cecropia*-Internodien, in den Zerfallstoffen der Bromeliaceen gute Lebensmöglichkeit haben — in *Cuviera* ist ihr Vorkommen festgestellt — als Nährmaterial der Ameisen in Erwägung zu ziehen sind, erscheint mir in Anbetracht der Kleinheit der Rundwürmer ausgeschlossen, dagegen ist damit zu rechnen, daß Dipterenlarven (Sciaridenlarven?), die mehrfach in der braunen abgenagten und aufgehäuften Gewebsmasse in Cecropien zu finden waren, Futter für die Ameisen darstellen.

Ich hatte wiederholt diverse Tillandsien in den Bereich meines Standquartiers Mirador gebracht, um Beobachtungen über den Ein- und Auslauf, ferner über den Nahrungserwerb ihrer Bewohner anzustellen. Das gelegentliche Hineinschauen in die Blattwinkel (um die Arten festzustellen, dann aber um zu kontrollieren, ob sie noch da seien) veranlaßte die großen Arten zu rascher Auswanderung, während die kleinen, namentlich mit Cocciden vergesellschafteten Arten z. B. *Crematogaster sumichrasti* seßhafter und gegen Störungen weniger empfindlich waren. Die Störung war auch nicht die einzige Ursache für die Auswanderung, sondern die schwierige Futterbeschaffung, die durch die Umstellung der Wohnpflanze in einen völlig abwegigen Lebenskreis veranlaßt war, denn im allgemeinen konnte ich feststellen, daß fast alle in den Bromeliaceen nistenden Arten — abgesehen von *Crematogaster sumichrasti*, die fast ausschließlich Coccidenpflege treibt — ihre Nahrung von außerhalb heranzahlten: 1. wurden verschiedene Arten beim Schleppen von Insekten

beobachtet, 2. fanden sich Insektenreste (teils von Ameisen, teils von anderen Insekten) so überaus zahlreich im Nestdetritus der Ameisen, daß die Folgerung wohl berechtigt ist, diese Trümmer als Reste von Ameisenmahlzeiten anzusprechen. Als Insektenverzehr dürften unter den Bromeliaceenbewohnern an erster Stelle die *Ponera*-Arten stehen, die sogar ihre Larven mit Stücken von Insekten zu ernähren vermögen, welche zum Teil aus den von Ameisen unbesetzten Kammern stammen. Die Kammern der eigenen Wohnpflanze werden, da ihre Räume als Schlupfwinkel zahlreicher anderer Insekten dienen, die gleich den Ameisen dunkelfeuchte pflanzliche Höhlen als Herbergs- oder Brutstätten brauchen und suchen, zu immer neu sich bevölkernden Jagdbezirken, in denen die Ameisen einen Teil ihrer tierischen Nahrung erbeuten können, immer unter der Voraussetzung, daß sie sich Eingang in die Räume verschafft haben.

Die gelegentlichen, während meiner kurzen Freilandarbeit in Mexiko gemachten Beobachtungen über die Ernährungsweise der aufgefundenen Ameisenpflanzenbewohner sind in nachfolgender Übersicht zusammengestellt, die der Vollständigkeit halber auch Angaben über Nahrung von Erdnistern enthält.

I. Ameisen, die beim Einholen vegetarischer Nahrung betroffen wurden.

Als *Samenträger* betätigten sich:

Odontomachus haematoda var. (Nest und Weg waren mit Spreu von Grassamen bedeckt).

Pheidole kingi (Samen mit Federkronen fanden sich in den Nestern in der gebrannten Savanne; es schienen Samen von Tillandsien zu sein).

Solenopsis geminata (Samen verschiedenartig, auch im Mengenverhältnis verschieden. Bei Jungnestern [Neuanlagen in der gebrannten Savanne] waren die Samen im Umkreis der Erdtrichter verstreut).

Camponotus sericeiventris ssp. *rez.* (Tillandsiensamen).

Einträger BELTscher Körperchen: Pseudomyrma wasmanni in Dornen von *A. cornigera* und *A. sphaerocephala*. Auf rege Inanspruchnahme der BELTschen Körperchen durch die *Acacia*-Ameisen deutet 1. der rege Belauf der jungen Blattspitzen durch die genannten Ameisen, 2. das reiche Vorhandensein von Körperchen an Sträuchern der beiden Acacienarten, sobald sie aus irgendeinem Grunde verlassen waren (wegen Abtrocknung der Dornen oder Vernichtung der Ameisen durch Feuer). Andererseits müssen die Ameisen imstande sein, sich auch ohne die Körperchen zu ernähren, denn 1. reicht deren Zahl bei der Größe der Kolonien bei weitem nicht aus, 2. tritt in der Savanne bei Mirador während der Trockenzeit Laubfall bei den Dornacacien ein, somit in der Zeit der Blattlosigkeit auch Mangel an BELTschen Körperchen, die naturgemäß nur an den Spitzen junger Blättchen sich bilden (nach Bränden Neuausschlag von Blättern).

Besucher von Drüsenausscheidungen.

a) Blattnektarien von Dornacacien:

A. cornigera:

1. *Pheidole punctatissima* (Strauch 50 cm hoch, von *Pseudomyrma*-Arten nicht besetzt).

2. *Pheidole* sp.: bis zu 5 Exemplaren an einer Drüse; Strauch von *Pseudomyrma*-Arten bewohnt gewesen, diese durch Brand vernichtet. Die Drüsen fanden sich an den Neuausschlägen.

3. *Camponotus planatus* var.

A. sphaerocephala:

1. *Pseudomyrma wasmanni*.

2. *Pseudomyrma gracilis mexicana*.

Acacia sp. (?), eine Buschleguminose: Fliederblätter 40 cm lang, 12—13 cm breit, Drüsen-elliptisch, 6 mm lang, auf dem verdickten Blattstiel am Grunde des Blattes.

1. *Pseudomyrma gracilis* var. *dimidiata*.

2. *Pseudomyrma brunnea*.

3. *Cryptocerus minutus*.

b) Drüsenausscheidungen von *Ricinus communis*.

1. *Solenopsis geminata*.

2. *Pheidole punctatissima*.

c) Drüsenausscheidungen an gelben Knospen von *Opuntien*:

Crematogaster brevispinosa (El. Peñon, Mexiko D.F., III. 29).

*Besucher von Pflanzensäften*¹.

An Blattscheiden von *Mais*: *Dorymyrmex pyramicus* var. *bicolor*.

An Blattscheiden von *Musa* sp.: *Crematogaster sumichrasti*, *Camponotus abdominalis mediopallidus*.

An Wundstellen von *Hyponae arborescens* DON. (frische Schnittstellen auf Abholzstätte) dichte Ansammlungen von *Pseudomyrma belti wasmanni*, *Cryptocerus minutus*, *Cryptocerus* sp., *Camponotus sericeiventris* ssp. *rex*.

An Stammwunden von *Cecropia mexicana*: *Azteca xanthochroa*.

An Stammwunden von *Inga* sp. (Jinicuil:) *Azteca alfari*, *Crem. sumichrasti* (nistete in Rindenlöchern des betreffenden Baumes).

Nascher an Früchten: *Crem. brevispinosa*, *Atta mexicana*, *Sol. geminata*, *Pheidole punctatissima*. Diese beiden letzten Arten umbauten am Boden liegende Früchte mit Erdbrocken (Abwehr von Zerfallgerüchen?).

Blütenbesucher verschiedenartiger Pflanzen:

Vernonia deppeana (Blüten stark duftend): *Dorymyrmex pyramicus* var. *bicolor*, *Ps. gracilis mexicana*, *Crem. brevispinosa*, *Sol. geminata*, *Brachymyrmex* sp. (Ansammlung auch im hohlen Zweig ohne Brut).

Schomburgkia tibicinis: *Camp. formiciformis* (zahlreich).

Mango: *Camp. rectangularis rubroniger*.

Taperne montana: *Cryptocerus minutus*, *Dorymyrmex pyramicus* var. *bicolor*, *Iridomyrmex iniquus* var. *nigellus*.

Cecropia mexicana: *Crem. brevispinosa*.

Coccoloba sp. (Savanne): Keine Formiciden, dagegen:

Bienen: *Melipona mosquito* F. SM. (einzeln), *Melipona mexicana* GUER. (einzeln), *Melipona argentata* LEP. (zahlreich; das schwarze Kartonnest dieser Art war in der Nähe, hoch in einer *Acacia pennatula*; es glich einem Termitennest), *Melipona pallida* LATR. subsp. *cupira* S. SM., *Prosopis spec.*

¹ Tillandsien haben viel Zuckersaft, der mit FEHLINGScher Lösung leicht nachweisbar sein soll. Wenn Ameisen den Saft dieser Pflanzen entnehmen würden, müßten frische Verletzungen durch sie allenthalben sichtbar sein.

Wespen: *Odynerus (Ancistrocerus)* sp.

Acacia sphaerocephala: Keine Formiciden, dagegen Bienen: *Halictus rufoaeneus*

FRIESE.

II. Ameisen, die beim Einholen tierischer Nahrung betroffen wurden.

Insektenschlepper:

Pachycondyla harpax (Käfer), *Pseudomyrma* sp. (Thysanoptere).

Pseudomyrma gracilis mexicana (Tipulide).

Sol. geminata (Termiten, Ameisenlarven von *Azteca*, Dipterenlarven; diese holte sie in Menge aus feuchtem Laub eines ausgetrockneten Bachbettes).

Crem. sculpturata phytoeca

Crem. brevispinosa

Tapinoma ramulorum inrectum

Monomorium carb. ebeninum (Dipterenlarven).

Crem. montezumia (zahlreiche Insektenreste, auch von *Atta*, innerhalb des Kartonnestes).

Pheidole tolteca (Larven von Dipteren).

Pheidole punctatissima (alle Arten von Insekten).

Camp. planatis var. (Wanze).

Camp. abdominalis mediopallidus (wanderte abends an eine Lichtanflugstelle und raubte ununterbrochen anfliegende, ermattete Insekten aller Art).

III. Ameisen als Besucher lebender Insekten.

Cikaden: *Camp. abd. mediopallidus* sammelte sich am Abend auf einem Mangozweig, der stark besetzt war von einer Dornzikade mit Larven.

Cocciden:

a) Innerhalb der Ameisennester oder zum mindesten in Hohlräumen der gleichen Wohnpflanze:

Bromeliaceen:

T. streptophylla: *Iridomyrmex iniquus* var. *nigellus*, *Pheidole punctatissima* (Cocciden auch im Erdnest), *Camp. abdominalis*, *Camp. circularis*.

T. Balbisiana: *Crem. brevispinosa*, *Crem. sumichrasti*, *Crem. corvina*.

T. dasyliirifolia: *Azteca foreli* var. *eiseni*.

T. circinnata: *Camp. novogranadensis*, *Myrmelachista skwarrae*.

Cecropia mexicana: *Azteca xanthochroa*, *Azteca coeruleipennis*, *Azteca alfari*.

Acacia-Arten: *A. sphaerocephala* mit *Crem. brevispinosa*.

Ficus: Unter lockerer Rinde zahlreich bei *A. instabilis*.

b) *Cocciden* nicht im Nest der Ameisen, auch nicht auf der gleichen Wohnpflanze; dennoch von Ameisen besucht.

Bromeliaceen:

T. dasyliirifolia

T. streptophylla

} In beiden *Sol. geminata* als Besucher.

c) *Cocciden* an Blättern von Holz- und Krautpflanzen: *Camp. novogranadensis*, *Camp. abdominalis mediopallidus*,

auf Blättern der Palme *Erythea edulis*: *Camp. circularis*, *Camp. striatus*,

auf Blättern von *Solanum*: *Camp. sericeiventris* ssp. *rex*,

auf Blattunterseite von Blättern von *Guayaba*: *Sol. geminata*.

Als Diebsameisen scheinen sich folgende pflanzenbewohnende Arten zu betätigen:

Sol. picta bei *Ps. belti wasmanni*, *Crem. brevispinosa*, *Crem. sumichrasti*, *Cryptocerus pusillus*, *Crypt. scutulatus*.

Sol. tenuis var. bei *Azteca instabilis*.

Sol. corticalis var. bei *Crem. brevispinosa*.

Lept. spininodis bei *Cryptocerus aztecus*.

Monomorium carb. ebeninum bei *Neoponera villosa*, vielleicht auch bei *Camp. abd. mediopallidus*.

Es sind naturgemäß nur kleine Arten, die sich als Diebsameisen bei größeren Arten einschleichen, und die häufige Parabiose, namentlich in den Bromeliaceen, wo in den jungen, noch engen Blattscheidenräumen der inneren Blattserien meist winzige Arten nisten, scheint zum Teil ihre Ursache darin zu haben, daß diese ungefährdet am Tisch der großen mitessen können. Es dürfte sich bei der gestohlenen Nahrung weniger um Coccidenexkremente als um Abfallstoffe von Insektennahrung, bzw. um tote Kameraden der großen Arten handeln. — Es will mir scheinen, als betätigte sich auch *Crem. brevispinosa* bisweilen als Diebsameise. *Crem. sumichrasti*, die ebenfalls bisweilen in Nestern größerer Arten anzutreffen war, dürfte wegen ihrer starken Einstellung auf Coccidenzucht als Diebsameise weniger in Frage kommen, doch habe ich sie mehrfach in den Nestern größerer Arten, z. B. *Camp. abdominalis* und ihrer subsp. *mediopallidus* gefunden.

Zum Nahrungserwerb in die Häuser einzudringen, ist für die pflanzenbewohnenden Ameisen wenig Gelegenheit vorhanden, und so darf es nicht wundernehmen, daß nur die in ihren Wohnungsansprüchen ebenso gut auf Hohlholz abgestimmte, zuckergierige *Camp. abd. mediopallidus* in Häusern auf Nahrungsmittelraub anzutreffen war. Als *Hausameisen* notierte ich in

Mirador (Ver.):

Sol. geminata subsp. *rufa*, in der Küche an Maisfladen (Tortillas).

Sol. geminata, wenn ihre Nester nahe dem Hause (SKWARRA 1934, S. 123).

Camp. abd. mediopallidus, als Zuckernascher in Häusern.

Pheidole punctatissima, in Läden in Mirador, nachts.

Eciton praedator.

Merkwürdigerweise sah ich niemals *Camp. abdominalis* als lästigen Hausgast, obgleich diese Art Nister im Gebälk eines Wohnhauses war.

Cuautla (Mor.):

Sol. geminata *Camp. abd. mediopallidus*

Pheidole laevisvertex *Atta mexicana*

Pheidole tolteca raubte aus dem Zimmer mein Arbeitsmaterial: Larven von Ameisen.

Cuernavaca (Mor.):

Camp. mediopallidus.

Atta mexicana holte Brotkrumen aus Küche und Veranda.

Zusammenfassende Rückschau auf die Siedlungs- und Ernährungsfrage der pflanzliche Dunkelräume bewohnenden Ameisen lehrt erkennen, daß die Mehrzahl der Myrmecophyten nur Wohnpflanzen, dagegen selten Nährpflanzen ihrer Formiciden sind. Falls sie zur Nahrungslieferung (direkter = pflanzlicher Nahrung und indirekter = Cocciden) imstande ist, geschieht dieselbe direkt nur in vereinzelt Fällen, z. B. nur bei *Cecropia*-Arten ununterbrochen das ganze Jahr hindurch.

Als *Ameisenwohnpflanzen* können aber nur solche Pflanzen angesprochen werden, die von Ameisen *stetig* besiedelt sind. Es bleibt nunmehr

nachzuweisen, daß die im Staate Veracruz auf Ameisen hin untersuchten Pflanzen *stetig* von Ameisen besiedelt waren.

Übersicht über die zur Untersuchung gekommenen Pflanzen und ihre Ameisenbesetzung.

Anordnung der Pflanzen in der gleichen Reihenfolge wie im Bot. Teil, SKWARRA 1934. Spalte I: Zahl der untersuchten Pflanzen; Spalte II: Nichtbesetzte Ex.; Spalte III: Besetzte Ex.; Spalte IV: Zahl der Kolonisten-Arten (im Nenner die Zahl der besiedelten Pflanzen); Spalte V: Wieviel Ameisenarten mehr als einmal aufgefunden sind (in der Klammer die Anzahl der Funde).

	I	II	III	IV	V
<i>Ausgebuchtete Blattbasen.</i>					
<i>Aechmea nudicarlis</i>	36	24	12	7/13	3 (2—4)
<i>Catopsis Morreniana</i>	zahlr.	zahlr.		1	—
<i>Aechmea mexicana</i>	47	21	26	14/32	4 (2—8)
<i>Till. dasyliriifolia</i>	115	72	43	20/50	6 (2—15)
<i>Till. fasciculata</i>	38	32	6	6/6	—
<i>Till. viridiflora</i>	22	16	6	4/7	3 (je 2)
<i>Till. Valenzuelana</i>	26	18	8	5/8	1 (4)
<i>Till. ionantha</i>	etwa 30	etwa 29	1	1	—
<i>Felsen-Tillandsia</i>	1	—	1	2	—
<i>Till. spp.</i>	41	40	1	1	—
<i>Aechmea bracteata</i>	37	12	25	15/34	5 (2—10)
<i>Till. Balbisiana</i>	231	139	92	16/105	10 (2—57)
<i>Till. circinnata</i>	324	136	188	23/228	19 (2—62)
	30	24	6	2/7	2 (3—4)
<i>Till. pruinosa</i>	130	83	31 + 16 ¹	11/32	8 (2—12)
<i>Till. streptophylla</i>	363	128	222 + 13 ¹	36/249	23 (2—53)
<i>Till. bulbosa</i>	5	1	4	2/4	1 (4)
<i>Pseudobulben.</i>					
<i>Schomburgkia tibicinis</i>	viele	4 ²	zahlr.	19/33	8 (2—5)
<i>Epidendrum auritum</i>	4	1	3	4/9	2 (3—4)
<i>Dornen.</i>					
<i>Acacia sphaerocephala</i>	zahlr.	tote	zahlr.	10/zahlr.	6 (2—zahlr.)
<i>Acacia cornigera</i>	zahlr.	Dornen	zahlr.	11/zahlr.	3 (4—zahlr.)
<i>Acacia hindsi</i>	44		4	2/4	1 (3)
<i>Normale Blattscheiden.</i>					
<i>Musa</i>	einige	?	?	8/12	3 (2—3)
<i>Stammfächerungen.</i>					
<i>Cecropia mexicana</i>	viele	4	viele	16/74	4 (4—28)
<i>Ricinus communis</i>	?	die lebenden	die toten	4/8	4 (je 2)
<i>Hohlweige.</i>					
<i>Conostegia xalapensis</i>	zahlr.	5	zahlr.	12/89	9 (2—38)
<i>Vernonia deppeana</i>	etwa 16	4	etwa 12	3/12	1 (10)
<i>Composite sp.</i>				8/8	—
Rohrstengel				12/18	5 (2—3)
Hohlweige				30/60	10 (2—8)

¹ Besetzt gewesen. — ² Darunter 1 Exemplar mit 22 Hornen.

	I	II	III	IV	V
Hohlzweige.					
Stammbewohner				14/26	
„ von <i>Ficus</i>				+ 1 zahlr.	4 (2—zahlr.)
„ „ <i>Guayaba</i>				5/8	2 (2—3)
„ „ <i>Quercus</i>				4/6	2 (je 2)
„ „ <i>Yucca elephantipes</i>				2/2	—
„ „ <i>Cereals</i>				1	—
In Baumstümpfen				1	—
In liegenden Bäumen				2	—
In morschem Holz				4/6	—
Erdnister				14/25	5 (2—6)
				17/26	10 (2—oft)
				+ 4 Art. oft	
Unter Steinen				18/24	6 (je 2)

Aus vorstehender Übersicht ist zu entnehmen, daß die epiphytischen Bromeliaceen und die Orchidee *S. tibicinis*, ferner *Acacia cornigera* und *A. sphaerocephala*, *Cecropia mexicana* und unter den Hohlstengelpflanzen — diese als Vergleichspflanzen — *Conostegia xalapensis* die am meisten untersuchten Pflanzen sind.

Von epiphytischen Bromeliaceen (nicht eingerechnet *Catopsis Morreniana*) sind insgesamt 1476 Exemplare genau, d. h. Blatt für Blatt untersucht worden. Davon waren 672 besetzt, 29 besetzt gewesen, 775 nicht-besetzt, also 807 ameisenfrei. Die Zahl der unbesetzten Pflanzen ist in Wirklichkeit etwas höher, da ich in den ersten Tagen der Untersuchung die unbesetzten Pflanzen nicht notiert habe. Eingerechnet wurden freilich in der ersten Zeit auch die kleinen Exemplare, die normalerweise nicht besiedelt sind, weil ihre Blattausbuchtungen noch unentwickelt sind.

Die Zahl der zur Untersuchung gekommenen *Tillandsia*- und *Aechmea*-Arten wurde bestimmt durch ihre Auffindbarkeit (d. h. ihre Häufigkeit), ihre Erreichbarkeit und die bei den ersten Nachprüfungen gewonnene Erfahrung über die Häufigkeit der Ameisenbesetzung.

In Prozent ausgedrückt ergibt (s. Tab.) die Besetzung für die bestuntersuchten und zugleich bestbesetzten Pflanzen:

	Zahl der untersuchten Exemplare	% der Besetzung
<i>Till. streptophylla</i> . .	363	61,16 bzw. 64,74 ¹
<i>Till. circinnata</i> . . .	354	54,80
<i>Till. Balbisiana</i> . . .	231	39,83
<i>Till. dasyliriifolia</i> . .	115	37,39
<i>Till. pruinosa</i>	130	23,85 bzw. 36,15 ¹
<i>Aechmea mexicana</i> . .	47	55,32
<i>Aechmea bracteata</i> . .	37	67,57

¹ Unter Einrechnung der besetzt gewesen Exemplare.

Obgleich die Zahl der untersuchten Bromeliaceen-Exemplare in Anbetracht der Langwierigkeit einer Einzeluntersuchung nicht klein ist, ist sie gering im Verhältnis zur Gesamtzahl der in den Tropen und Subtropen vorhandenen Bromeliaceen, die für

Ameisensiedlung in Frage kommen. Dennoch habe ich für die best-untersuchten und zugleich bestbesetzten Pflanzen den Besetzungsgrad in Prozent ausgedrückt, weil nur so eine Vergleichbarkeit der Pflanzen untereinander möglich ist. Die nachfolgende Diskussion wird verhüten, vorstehende Zahlen als Norm anzusehen.

Die niedrigen Prozente der Besetzung bei *T. dasyliirii*folia und *T. pruinosa* erklären sich durch den Bau der Pflanze. Die erste gehört zum Formtyp der krugförmig offenen, also eindringendes Wasser leicht aufnehmenden Tillandsien, *T. pruinosa* zwar schon zum Typ der bulbösen Tillandsien, jedoch mit klaffenden, zu locker gestellten, also schwer abdichtbaren und obendrein kleinen Blattbasenräumen. Die Nestsiedlung ist in diesen Pflanzen erschwert durch die Notwendigkeit stärkerer Baumaßnahmen, stärkerer Abdichtung. Immerhin erhöht sich der Wert der Besetzungsprozente für *T. pruinosa* auf 36,15%, wenn die besetzt gewesenen Pflanzen mitgerechnet werden. Die große Zahl der von Ameisen verlassenen Exemplare von *T. pruinosa* deutet darauf hin, daß der Besetzungsgrad der Pflanze ein stark wechselnder ist. Er ist klein während der Trockenzeit, weil alsdann andere Tillandsien, selbst die vom offenen Trichtertyp, größere und durch Einfallaub, sowie überhängende Blattspreiten der eigenen Pflanze gegen Verdunstung geschützte, dazu leicht abdichtbare Räume darbieten. Bei starken Regen, wenn die in offenen Trichter-Tillandsien angelegten Abdichtungen durchbrechen (man vergegenwärtige sich nur die Stärke der tropischen Güsse, deren Wasser in die strahlig offene Rosette einströmen), wenn sich unter Umständen auch die von Ameisen besetzten Becken mit Wasser füllen, müssen alle Ameisenkolonien, die ihre Wohnung nicht genügend abgedichtet haben, flüchten. Kleine Ameisenkolonien finden alsdann bei der vielfach kopfunterhängenden *T. pruinosa*, die bei dieser Wachstumsstellung kein stehendes Wasser speichern kann, ein gutes Unterkommen, das also Zuflucht für Geflüchtete bedeutet, zugleich auch geeignete Koloniegründungsstätte für junge ♀, die bei Beginn der Regenzeit ausschwärmen. Kurz: die Besiedlungsziffer bei *T. pruinosa* scheint jahreszeitlich stärkeren Schwankungen ausgesetzt zu sein als die der anderen in obiger Zusammenstellung genannten Pflanzen, vor allem *T. streptophylla* (64,74% gegen 61,16%).

Daß *Aechmea mexicana*, deren Bautyp etwa dem von *T. dasyliirii*folia gleichkommt, besser besiedelt ist (55,32%), scheint bedingt durch die Größe der Pflanze, die größeren Arten Siedlungsmöglichkeiten gewährt, zugleich wird durch reiches Einfallaub — dieses zum Teil wegen ihres Wachstums in den Astwinkeln von Bäumen — leichtere Abdichtung ermöglicht, namentlich im älteren Stadium.

Die niedrige Besiedlungsziffer von *T. Balbisiana*, die gegen *T. circinnata* trotz übereinstimmender Wuchsform und ziemlich gleich günstiger Siedlungsmöglichkeit um fast 15% zurückbleibt, erklärt sich dadurch, daß ich zahlreiche *T. Balbisiana* in der Savanne untersucht habe, wo an

sich die auf Bäumen und Sträuchern lebenden Ameisenarten gegen die in der Erde lebenden Arten — aus Gründen der Trockenheit jenes Vegetationsareals — stark zurücktreten. Dadurch steigt die Zahl der nicht-besetzten Pflanzen. Würden alle *T. Balb.* aus dem gleichen Revier wie *T. strept.* entnommen sein, so würde die Siedlungsziffer sicherlich 50 % erreichen. Außerdem ist *T. Balb.* bei Mirador eine von vielen für Ameisen bewohnbare Tillandsien, während *T. circinnata* in naher Umgebung von Cuernavaca und Cuautla die einzige bulböse Tillandsie zu sein schien. Die höchste Siedlungsziffer zeigen *T. circinnata* mit 54,80 %, die karaffenförmige *Till. strept.* mit 61,16 bzw. 64,74 %, die die meist untersuchte Pflanze ist, und *Aechmea bracteata* mit 67,57 %.

Wahrscheinlich gehört zu den gut besiedelten Pflanzen auch die xerophytische *T. bulbosa*, von der ich zwar nur wenige Exemplare zu untersuchen Gelegenheit fand, die jedoch die Botaniker als eine stetig von Ameisen besiedelte Tillandsie ansprechen (ULE 1900; SCHIMPER 1888; ferner STANDLEY, briefliche Mitteilung). Da von 5 Exemplaren 4 besiedelt waren, bewegt sich das Ergebnis in der gleichen Richtung wie die Literaturangaben.

Jede Ameisenpflanze — dasselbe gilt nach den im Felde gemachten Erfahrungen (vgl. die Arbeiten der *Cecropia*-Forscher) auch für die übrigen Myrmecophyten — wird erst von einer bestimmten Größe ab besiedelt, die je nach Art wechselt (sie ist z. B. für *C. angulata* — BAILEY 1922 — größer als für *C. mexicana* [SKWARRA 1934, S. 77]). Von jeder Bromeliaceenart müßte demnach als nicht besetzt nur diejenige ameisenfreie Pflanze gerechnet werden, die mindestens 3—5 Blattscheidenbäuche bereits besitzt, also mehr als eine Besetzungsmöglichkeit schon bietet. Die Besetzung von *T. streptophylla* dürfte nach meiner Schätzung alsdann auf 75—80 % kommen, von *T. Balbisiana* auf 50 % und mehr. Die Zahl der ameisenbesetzten *T. circinnata* hätte ich erheblich höher schrauben können, wenn ich z. B. alle an einer Fundstelle in Cuernavaca (Mor.) mit *Crem. brevispinosa* besiedelten Pflanzen gesammelt hätte.

Auf Grund der Einsicht in die Besetzungsdichte kann ich die bulbösen Bromeliaceen unter Ausschluß von *T. pruinosa* und unter Einschluß von *T. bulbosa* (diese mit auf Grund der Literaturangaben) sowie die beiden *Aechmea*-Arten *Ae. bracteata* und *Ae. mexicana* als stetig besiedelte Bromeliaceen in meinen Untersuchungsgebieten ansprechen. Zusammenfassend sei noch einmal gesagt:

Die Besiedlung war von der Größe der Pflanze insofern abhängig, als jede Myrmecophyte erst von einer gewissen Wuchsgröße ab (diese ist bei den einzelnen Arten im Teil III, SKWARRA 1934 angegeben) besiedelt wurde. Aneinanderlagerung und Beschaffenheit der Blattscheiden spielten bei der Besetzung eine wichtige Rolle. Alle Bromeliaceenarten, bzw. Exemplare, deren Blätter zu locker standen (*T. pruinosa*), zu wenig fleischig waren (Zwiebelschalen-Tillandsien, z. B. *T.*

tricolor), zu dicht standen (die unausgefärbten, noch jungen Innenblätter der „Rosetten“), schieden im allgemeinen für Besiedlung aus. Taufornen unter den Bromeliaceen (*T. strept.*, *T. Balbisiana*) haben vor den stehendes Wasser speichernden Regenformen (*Ae. mexicana* u. a.) den Vorzug.

Die Besiedlungsstärke der Bromeliaceen durch Ameisen ist offensichtlich in den verschiedenen Vegetationsgebieten nicht die gleiche (SKWARRA 1934, S. 49). In der Savanne treten Epiphytensiedler neben *Acacia*-, Hohlzweig- und Erdsiedlern wenig in Erscheinung, obgleich an den wenigstens zeitweise wasserführenden Flußbetten Siedlungsmöglichkeit bietende Epiphyten vorhanden waren. Selbst die bulböse *T. Balbisiana* (*T. strept.* fehlte daselbst) war kaum besiedelt, und die trichterförmigen *T. fasciculata* und *T. dasyliirifolia* waren zu der Zeit ameisenfrei. *Ae. bracteata* und *T. bulbosa*, die beiden dort stetig besetzten Pflanzen, traten gegenüber den anderen zahlenmäßig sehr zurück. Vielleicht ist auch bei Bromeliaceen der Savanne mit jahreszeitlicher Änderung der Besiedlungsziffer zu rechnen.

Das Herrscherreich der Epiphyten und damit der Epiphytensiedler ist die Waldzone um Mirador: Eichendornwald, Buschwald, Regenwald und das Kulturgelände, das einst Waldzone gewesen und in dem noch heute auf neuem Buschwuchs günstige Wohnmöglichkeit für Epiphyten bestand. Unterschiede in der Besiedlungsdichte gingen Hand in Hand mit der durch Abhängigkeit von Schatten- und Feuchtigkeitsverhältnissen bedingten Vorherrschaft mancher Bromeliaceenarten. Aber auch an Stellen, wo zwei für Kolonisation gleichwertig gute Pflanzen (*T. strept.* und *T. Balb.*) einander benachbart waren, zeigten sich Besetzungsunterschiede, bedingt durch die Ameisenarten: es bevorzugte *Ph. punctatissima* *T. strept.* (in dieser Pflanze insgesamt 53mal notiert) vor *T. Balbisiana* (besetzt 7mal) und *Crem. brevispinosa* *T. Balb.* (Vorkommen 57mal notiert) vor *T. strept.* (besetzt 17mal). *Camp. abd. mediopallidus* wurde in *T. Balb.* 2mal, in *T. strept.* 18mal notiert.

Daß die Ameisen einige Bromeliaceenarten stark bevorzugen, zeigt wiederum, welche Bedeutung der biologische Faktor der gegenseitigen Abhängigkeit hat neben klimatisch-geographischen Standortseinflüssen.

Als stetig besiedelte Pflanzen des Staates Veracruz haben ferner zu gelten die Orchidee *S. tibicinis*, außerdem die bereits als stetig besiedelte Pflanzen bekannten Acacien *A. sphaerocephala* und *A. cornigera* und schließlich *Cecropia mexicana*. — Aus der im Staate Nayarit von mir beobachteten *Acacia hindsii* habe ich zu wenige Proben, um ein endgültiges Urteil abzugeben, doch dürfte auf Grund der Aussagen von Bewohnern diese Art ebenfalls zu ihren Lebzeiten als stetig besiedelte Myrmecophyte anzusprechen sein.

Durch die auf S. 336 gegebene Übersicht und die daran anschließenden Ausführungen ist die Frage der stetigen Ameisensiedlung für bulböse

Tillandsien, Dornacacien, *Cecropia mexicana*, *S. tibicinis* positiv entschieden. Nunmehr ist notwendig, diejenigen *Ameisenarten* herauszufinden, die in *obligatorisch coenobiontischer Association* mit den aus Mexiko bekannten *Myrmecophyten* leben.

Erschwert werden die Untersuchungen dadurch, daß die an die gleichen Wohn- und Nährpflanzen gebundenen Arten in den verschiedenen Gegenden nicht die gleichen sind, z. B. ist *Crem. brevispinosa* im Dünengelände des Staates Veracruz in erster Linie Bewohner der Dornen, und zwar der lebenden von *A. sphaerocephala*; in der Savanne, wo sie andere Nistmöglichkeiten hat, meidet sie die Pflanze. SHELFORD (Ecol. Succession IV nach FRIEDERICHs 1930, S. 36) sagt mit Recht: „Taxonomic (structural) species usually have distinct mores, though the same species often has different conditions, and different species may have the same mores.“ — So dürfen verallgemeinernde Schlüsse in der Myrmecophytenfrage zunächst nur mit Vorsicht gezogen werden (was BAILEY 1922 ausdrücklich betont), und jeder Fall von obligatorischer Ameisenbesetzung in lebenden Pflanzen mit entsprechenden Hohlräumen ist stets aufs genaueste nach bestimmten Gesichtspunkten zu prüfen.

Die Myrmecophyten sind, wie im Abschnitt über Siedlung und Ernährung dargelegt worden ist, für die Ameisen ständige Wohnung oder Herberge (Versteck in kühlen Nächten) oder Jagdgebiet (Cocciden, sonstige Insekten, Abfälle von Insekten usw.). Daher können wir die Myrmecophytenbewohner nach dem Grad ihrer Zugehörigkeit zur Wohnpflanze in 4 Gruppen einteilen: 1. Wanderer, die als Trapper und Nährstoffsucher die Pflanze belaufen, aber nicht auf ihr siedeln. 2. Herbergsgäste: Wanderer, die gelegentlich Station (Zwischenstation bei langen Wegen) in Hohlräumen machen, um sich zur Ruhe, zum Schutz vor Kälte und Regen in Ansammlungen zusammenfinden, z. B. Blüten- und Nektarienbesucher. 3. Gelegentliche oder fakultative Siedler (WHEELER 1913, S. 115; 1921), die nicht ausschließlich auf die Pflanze als Wohnpflanze angewiesen sind. 4. Obligatorische Siedler, die ausschließlich auf einer Myrmecophytenart nisten.

Als Siedler einer Pflanze gelten nur diejenigen Arten, die ihr Nest, d. h. ihren Brutraum in der betreffenden Pflanze untergebracht haben.

Um die *obligatorischen Myrmecophytenameisen* meiner Untersuchungsgebiete herauszuschälen, habe ich in nachstehender Liste alle Arten aufgenommen, die mehr als 2mal als Kolonisten in mindestens einer der untersuchten Myrmecophyten angetroffen wurden. Es fanden für diese Liste also keine Berücksichtigung alle Erd-, Stein- und Morschholznister, ferner alle Wandernester bauenden Arten (*Eciton*) und alle nur als Trapper in Einzelexemplaren (z. B. an Licht) erbeuteten Ameisen.

Obligatorische und fakultative Ameisenarten in mexikanischen Ameisenpflanzen. Insgesamt hatte ich in Mirador (Ver.), Cuautla (Mor.), und Cuernavaca (Mor.) 149 Ameisenarten einschließlich Subspezies und Vars.

Übersicht über die in mexikanischen

[illegible]

Pflanzen aufgefundenen Ameisenarten.

meliaceen										Orchi- deen		Banane, unter Blattscheiden	in Rinde	unter Rinde	Morschholz (einschl. Stümpfe)	Erde		Zahl der Fänge als Trapper	Zahl der Fälle in Kolonien	
<i>Till. dasylirifolia</i>	<i>T. fasciculata</i>	<i>T. viridiflora</i>	<i>T. Valenzuelana</i>	<i>Till. (diverse)</i>	Bulböse Bromeliaceen					<i>S. tibicinis</i>	<i>Ep. auritum</i>					Erde	Stein			
					<i>Ae. bracteata</i>	<i>T. strepto- phylla</i>	<i>T. Balbisiana</i>	<i>T. bulbosa</i>	<i>T. circinnata</i>											<i>T. pruinosa</i>
1	1			10	5 7 5 8		2		12	2								1 4 5 2	5 30 22 9	
					1					1								oft	oft	
				2	3 2						1	1						oft 15 3 — 1	oft 45 3 3 4	
15 1	1 1	1	4	2	8	2 53 17	7 57	4	8+ oft	3	5 4	1	1	2			2	1	— 28 51	2 107 102 + oft 10
						5	4				1								1	
						1	1							1				2	25	
						2	4			1	1							2	24	
10		2	4		1	27	7			2	1	1		1				9	59	
					1	8 2	1				1							7 oft	14 oft	
						11 11	9			2	1	4		1	2 1			oft + — 11 3	5 3 55 20 13 8 4	
				1 1 2						6	4 2	3			1	7		— 1 —		

	Namen der Pflanzen	C. mexicana	R. communis (tot)	Hohlstämme	Hohlzweige			Acaciadornen			Bro-		
					C. calapensis	Rohr	Hohlstengel	A. cornigera	A. sphaerocephala	A. hindii	Calopsis Morr.	Ae. mulicauis	Ae. mexicana
	Arten der Ameisen												
39	<i>Azteca xanthochroa</i> . . .	oft											
40	<i>Azteca instabilis</i>			9									
41	<i>Tapinoma ramul. inrectum</i>	1			3	3	6					4	1
42	<i>Tapinoma ramul. inrectum subnigrum</i>					1	1						
43	<i>Tapinoma ramul. satullum</i>	1					1						
44	<i>Myrmelachista skwarrae</i>												
45	<i>Myrmelachista skwarrae latae</i>												
46	<i>Myrmelachista skwarrae picea</i>												
47	<i>Brachymyrmex musculus</i>												1
48	<i>Camp. substitutus</i> . . .								1?				
49	<i>Camp. abdominalis</i> . . .			1 (Holz)								1	7
50	<i>Camp. abdominalis medio-</i>			2									1
51	<i>Camp. cerberulus</i>					3			3				
52	<i>Camp. novogranadensis</i> .												
59	<i>Camp. planatus</i> var. . . .	1					1		4				
54	<i>Camp. planatus</i> var. <i>esdras</i>					1	1	4					
55	<i>Camp. planatus</i> var. <i>continentalis</i>							1	1				
56	<i>Camp. phytophilus</i> . . .		2										
57	<i>Camp. rectangularis rubro-</i>												
58	<i>Camp. sericeiventris rex</i> .			+									
59	<i>Paratrechina vividula</i> var.												

aufgefunden. Von diesen haben in vorstehender Liste nur 59 Arten, Subsp. und Vars. Aufnahme gefunden, d. h. die Auswahl derjenigen Ameisenarten, die als obligatorische bzw. fakultative Mitglieder der Lebensgemeinschaft von Myrmecophyten in Frage kommen könnten, ist um mehr als die Hälfte verringert. Die starke Verringerung der Artenzahl läßt schon jetzt den Schluß zu, daß das Leben in den sog. Ameisenpflanzen von seiten der Ameisen eine besonders starke Angleichung erfordert, die nur wenige Arten aufzubringen vermögen, obgleich die Ameisen doch zu denjenigen Insekten gehören, denen starke Anpassungsfähigkeit eigen ist.

Für die einzelnen Pflanzenarten ergeben sich auf Grund vorstehender Tabelle und der im Bot. Teil SKWARRA 1934 im Anschluß an jede Pflanze gegebenen Liste ihrer Ameiseneinmieter folgende Tatsachen betreffs

belle von S. 342/43.

meliaceen										Orchi- deen		Banane, unter Blattscheiden	in Rinde	unter Rinde	Morschholz (einschl. Stümpfe)	Erde		Zahl der Fänge als Trapper	Zahl der Fänge in Kolonien
<i>Till. dasylirifolia</i>	<i>T. fasciculata</i>	<i>T. viridiflora</i>	<i>T. Valenzuelana</i>	<i>Till. (diverse)</i>	Bulböse Bromeliaceen					<i>S. tibicinis</i>	<i>Ep. auritum</i>					Erde	Stein		
<i>Ae. bracteata</i>	<i>T. strepto- phylla</i>	<i>T. Balbisiana</i>	<i>T. bulbosa</i>	<i>T. circinnata</i>	<i>T. pruinosa</i>														
	3	2			5	1	4		2	1	2							2	oft
					1				7									8	16
		1	1		1									1				1	31
					2					1		1						2	6
							1											—	6
								23										2	23
								1											2
								4											4
								3		1									6
								12		1									14
		2			15					1		1						9	28
										1									
2				1	18	2		6				4				2?		26	38
								5										3	6
												1						2	5
														2				+	6
				1	1?														9
					1			28						1				5	5
								26+					1					6	32
								102										oft	oft
				1						3					11			oft	oft
							6									1	2	2	8

der obligatorischen, der fakultativen sowie der Zufalls- oder Gelegenheitsnister.

Cecropia mexicana. Von den 16 in *C. mexicana* aufgefundenen Arten sind 15 in lebenden, 1 in abgestorbenen Pflanzen bzw. Pflanzenteilen angetroffen worden. Von den 4 mehr als einmal angetroffenen Arten sind tatsächlich nur 2: *Azteca xanthochroa* und *A. coeruleipennis* im Umkreis von Mirador fast in jedem Baum vorhanden. Sie sind so häufig in lebenden *C. mexicana* und nur in dieser, in keiner anderen Myrmecophyte oder sonstigen Pflanze, daß keine Bedenken bestehen, sie für Mirador zu obligatorischen Ameisenarten dieser Baumart zu erklären; sie sind außerhalb ihrer Wohnbäume nur 2mal bzw. keinmal angetroffen worden, ein Zeichen, daß sie auf *Cecropia* ausreichende Nahrung finden und Streifzüge auf Erde und Nachbarbäumen kaum zu unternehmen brauchen.

Es scheint laut Liste auch *Azteca alfari* eine an *C. mexicana* gebundene Art zu sein, da sie aber gegenüber den beiden anderen Arten stark zurücktritt, so ist mangels ausreichendem Beobachtungsmaterial Vorsicht im Schlußurteil vonnöten. Als fakultative *C. mexicana*-Bewohnerin kann in meinem Arbeitsgebiet nur *Azteca foreli* var. *eiseni* gelten (angetroffen 4mal); sie nistet auch gern in anderen pflanzlichen Hohlräumen, z. B. Stämmen (3mal) und Blattbüschen diverser Tillandsien (2mal 1—2).

Meine Beobachtungen bestätigen die Tatsache, daß als *Cecropia*-gebundene, bzw. fakultative Formiciden an erster Stelle *Azteca*-Arten stehen, die auch für die Erstbesiedlung der Cecropien nach WHEELER nur in Frage kommen. Damit ist nicht gesagt, daß sämtliche *Azteca*-Arten *Cecropia*-Bewohner sind; 11 *Azteca*-Arten sind als *Cordia*-Bewohner bekannt, WHEELER 1929; *Azteca instabilis* tritt vorwiegend als Bewohner hohler Stämme auf¹, die sie mit ihren Kartonbauten füllt, während sie *Cecropia*-Bäume meidet. Die Angabe, daß *A. instabilis* in Brasilien eine an *Cecropia* sp. gebundene Art sei, ist unrichtig; es liegt laut v. IHERING Verwechslung mit *A. muelleri* vor. Selbst in *Cordia alliodora* nistet sie (WHEELER 1929) im Stamm, nicht in den Hohlräumen.

Alle Arten, die nur einmal in *C. mexicana* notiert wurden, sind zum Teil als Zufalls- oder Gelegenheitsnister zu bezeichnen (die „Inquilines“ bei WHEELER 1921), von denen die eine oder andere Art (z. B. *C. brevispinosa*) sich erst dann einstellt, wenn abgestorbene Zweigenden sich zeigen.

Obligatorische *Cecropia*-Ameisen sind demnach:

In *C. mexicana*, Staat Veracruz, Mex.: *A. coeruleipennis*, *A. xanthochroa*, ferner bedingt *A. alfari*.

In *Cecropia* sp., Costa Rica: *A. coeruleipennis*, *A. xanthochroa*, *A. alfari*, *A. constructor*.

In *C. adenopus*, Brasilien: *A. nigellus* in jungen Pflanzen laut v. IHERING, *A. muelleri* EM. in älteren Pflanzen.

Die Angaben für *C. mexicana* aus Mirador (Ver.) und *C. sp.* aus Costa-Rica stimmen also, abgesehen von der von mir nicht aufgefundenen *A. constructor*, aufs beste überein.

Dornacacien: Gehen wir die Reihen der in Dornacacien festgestellten Arten durch, so finden wir fast völlige Übereinstimmung in den beiden von mir am meisten untersuchten *Acacia*-Arten: *A. sphaerocephala* und *A. cornigera*. Von je 10 notierten Arten sind 2 nur häufige und stetige Bewohner beider Dornacacien: *Pseudomyrma belti wasmanni* und *Ps. gracilis mexicana*, und von diesen ist nur die erstgenannte als obligatorische *Acacia*-Ameise im Sinne WHEELERs anzusehen, denn nur diese nistet bei Mirador ausschließlich auf Dornacacien. Der einzige abwegige

¹ Oft ist es Zufall, daß die Tiere in der einen oder anderen Pflanze wohnen. Wenn z. B. ein hohler Baum von *Azteca instabilis* besetzt ist, liegt es nahe, daß die Art sich auch in den darauf wachsenden Epiphyten einnistet, z. B. in *S. tibicinis*, *Ae. bracteata*.

Befund (einmal in *Till. dasyliriifolia*) betraf eine kleine Jungkolonie, die dort vielleicht Zwischenstation beim Umzug (leider habe ich nicht notiert, ob die betreffende Tillandsie nahe einem Dornacacienstrauch wuchs) oder zeitweilige Zufluchtsstätte gesucht hatte. Gegenüber der großen Zahl der auf Zugehörigkeit der Art zu den Dornacacien hindeutenden Funde gilt ein einzelner abwegiger Fall nicht als Gegenbeweis. Anders liegt die Sache bei *Ps. gracilis mexicana*, die zwar auch stetiger Bewohner der *Acacia*-Arten ist, aber außerdem 3mal in Tillandsien, 12mal in Hohlstengeln, meist toten Zweigen, einmal in *Cecropia mexicana*, 2mal in *Ricinus communis* (tote Zweige) aufgefunden wurde. Sie ist aber meines Erachtens auf dem besten Wege eine an Dornacacien gebundene Art zu werden: es scheint nämlich, daß die Mitglieder der von mir in Hohlstengeln gefundenen Kolonien eine biologische Rasse der zur Diskussion stehenden subsp. *mexicana* darstellen, da regelmäßig und durchgängig die beiden ersten Abdominalsegmente ihrer ♀ und ♂ rote Farbe aufwiesen. Doch ist zu endgültigem Urteil mehr Material vonnöten. Eins ist bereits jetzt sicher: im Umkreis von Mirador ist *Ps. gracilis mexicana* Bewohnerin lebender Dornen (nach EMERY 1890, 1891: in Costa Rica Bewohnerin toter Dornen) und dringt zur Koloniegründung in grüne Dornen ein, und zwar nicht erst als Nachfolgerin von *Ps. belti wasmanni*, da sie sich bereits in Dornen von 40 cm hohen Jungpflanzen festsetzt.

Auffällig ist das Verhalten von *Crem. brevispinosa* in bezug auf die Dornacacien. Während sie im Umkreis von Mirador weder in *A. cornigera* noch in *A. sphaerocephala* nistet, ist sie im Umkreis von Veracruz stetiger Bewohner von *A. sphaer.* (= *A. veracruzensis*), als deren Bewohner sie bereits durch C. A. PURPUS 1915 festgestellt worden ist. Da sie ganze Sträucher besetzt, demnach auch in lebenden Dornen siedelt, ist sie in den Dünen von Veracruz eine an *A. sphaer.* gebundene Art; aber diese Gebundenheit ist eine zwangsläufige: Die Dünen bieten ihr keinerlei andere Niststätten als die dickbauchigen Acaciendornen. Wohnungsnot im wohnungsbeschränkten Dünengebiet zwingt sie also zur Annahme und Ausnutzung der in wohnungsreicher Landschaft (Savanne usw.) gemiedenen Nistkammern. Daß große Anpassungsfähigkeit ihr eigen ist, zeigt ihre Vorkommensliste (SKWARRA 1934, S. 115). Ihre Gebundenheit an *A. sphaerocephala* ist eine rein örtliche, hat also nur für den Dünenbereich von Veracruz zunächst Geltung; demnach kann sie nicht den obligatorischen, sondern nur den fakultativen *Acacia*-Bewohnern des Staates Veracruz zugerechnet werden.

Als facultative Ameisenarten der beiden *Acacia*-Arten können auch gelten: *Camp. planatus* var., besonders var. *esdras*, die allerdings nur 4mal aufgefunden wurde, davon 3mal in toten Dornen.

Mirador:

A. sphaerocephala

A. cornigera

Obligatorische Arten:

Ps. belti wasmanni

Ps. belti wasmanni

Fakultative Arten:

Ps. gracilis mexicana
Crem. brevispinosa var.
Camp. planatus var.
Camp. cerberulus (Dünengebiet)

Ps. gracilis mexicana
Camp. planatus var. *esdras* (bedingt)

Obligatorische *Acacia*-Ameisenarten in verschiedenen Gegenden der neotropischen Region. Nach EMERY-ALFARO (1890, 1891), WHEELER-CALVERT 1912 für das westliche Costa-Rica: *Ps. belti* EM., *Ps. spinicola* EM., *Ps. nigrocincta* EM.; nach BELT und WHEELER für Nicaragua: *Ps. gracilis* F.; nach WHEELER 1913 für Panama: *Ps. spinicola*; für Westküste von Guatemala: *Ps. belti* (selten); *Ps. belti* subsp. *fulvescens* EM. auf fast allen Büschen.

Fakultative *Acacia*-Ameisen nach WHEELER, anscheinend alle in Zentralamerika: *Ps. gracilis*, *Ps. subtilissima* (einmal), *Ps. nigropilosa*, *Camp. planatus*.

Die Gegenüberstellung zeigt geringe Übereinstimmung zwischen den obligatorischen *Acacia*-Ameisen Zentralamerikas mit denen des Staates Veracruz. *Ps. spinicola* EM. habe ich bei Mirador nicht aufgefunden, doch ist diese Art aus Mexiko bereits bekannt, wie aus nachfolgender Zusammenstellung mexikanischer *Acacia*-Ameisen (lebende Dornen) zu ersehen ist.

Ps. belti EM. — laut WHEELER 1912 Manzanillo, Colima; Esquinapa-Sinaloa, Acapulco, Orizaba (Ver.).

Ps. belti var. *fulvescens* EM. — Veracruz (Santa Lucrezia, Cordoba, Los Cocos, Jalapa), Tampico, Chiapas (Torola).

Ps. arboris sanctae EM.¹ nach SCHENCK-REICHENSBERGER 1914 (von A. C. PURPUS 1913 aus *A. cornigera* und *sphaerocephala*, Staat Veracruz).

Ps. spinicola EM. — Tabasco (Teapa), Acapulco.

Ps. wasmanni WH. = *P. canescens* WASM. (nec. SMITH) aus Tampico.

5 von 10 in *Ac. sphaerocephala*, bzw. 7 von 10 in *Ac. cornigera* vorgefundenen Ameisenarten sind teils Zufallsbewohner, teils Bewohner toter Dornen, demnach sog. „Inquilines“ im Sinne WHEELERS. Auch die Zahl der Inquilines aus *Acacia*-Dornen in Costa-Rica ist laut EMERY-ALFARO, bzw. MENOZZI beträchtlich größer als die der obligatorischen und fakultativen Arten.

Von den 21 in *Schomburgkia tibicinis* notierten Arten bzw. Subsp. und Vars. ist keine einzige, die nicht zugleich auch in anderen pflanzlichen Hohlräumen anzutreffen wäre; zudem ist die Mehrzahl der Arten (12) nur je einmal aufgefunden worden. Demnach kann von an *S. tibicinis* gebundenen Arten nicht die Rede sein. Mehrere Bauameisenarten (*N. villosa*, *A. instabilis*, *C. sericeiventris* ssp. *rex*.) nutzen die Horne der Orchidee als Koloniegründungsräume aus; bei Erstarkung der Kolonie ziehen sie in hohle Bäume.

¹ EMERY (1922) Genera Insectorum hat diese Art für Mexiko nicht angeführt; sie ist von WHEELER 1912 als Bewohner von *Triplaris* in Zentralamerika festgestellt.

Bromeliaceen. Obgleich diese recht gleichartige Wohnungsverhältnisse bieten und die Mehrzahl von ihnen aus gleichen oder aneinander angrenzenden Bezirken im Umkreis von Mirador stammen, zeigen sie deutliche Unterschiede in ihrer Besetzung, wie ein Vergleich von *Till. strept.* und *T. Balb.* darlegt. Die offensichtliche Bevorzugung der einen Epiphytenart vor der andern durch einige Ameisenarten (SKWARRA 1934, S. 49 und 62) ist um so überraschender, als beide Pflanzen oft auf dem gleichen Baum wachsen, wenn auch selten in unmittelbarer Nachbarschaft. Die Tatsache der Bevorzugung zeigt zugleich, daß bei einzelnen Formiciden Neigung zu bestimmten Pflanzen hin besteht oder zum mindesten in der Entwicklung begriffen ist, daß die Labilität ihrer Siedlungsansprüche einer Stabilität zu weichen beginnt.

Nachstehend auf Grund der Liste (zunächst ohne Berücksichtigung der Literaturangaben) der Versuch zur Herausarbeitung der den *Bromeliaceen* freundlichen und der an sie gebundenen Arten. (Alles Arten, die in den jeweiligen Pflanzen mehr als zweimal aufgefunden wurden.)

Till. streptophylla:

Ameisenarten, die vom Verf. ausschließlich in *T. streptophylla* vorgefunden wurden:

Neoponera lineaticeps . 5
Strumigenys skwarrae . 4
Pheidole sagana 3

Ameisenarten, die in gewisser Regelmäßigkeit in *T. strept.* angetroffen wurden, aber ebenso gut (s. Tab.).

Unter den 3 nur in *T. streptophylla* (Mirador) festgestellten Arten sind 2 neue Arten *Strumigenys skwarrae* und *Pheidole sagana*, die aber nicht als obligatorische Arten erklärt werden können, da die Zahl der aufgefundenen Kol. zu klein ist (4 bzw. 3 Kol.)

N. lineaticeps ist nach Literaturangaben auch in anderen Nistgelegen-

1. in anderen Epiphyten.

	in <i>T. strept.</i>	in anderen Epiphyten
<i>Neoponera unidentata</i> . . .	7 ¹	23/6 ²
<i>Eup. crenata</i>	8	1
<i>Crem. opaca dentinodis</i> . .	5	5/1
<i>Iridomyrmex iniquus</i> var. <i>nigellus</i>	21	11/3

2. in anderen Epiphyten und in anderen Nistplätzen
oder nur in anderen Nistplätzen:

	in <i>T. strept.</i>	in anderen Niststätten
<i>Neoponera villosa</i>	5 ¹	17/5 ²
<i>Pheidole punctatissima</i> . .	53	54/12
<i>Crem. brevispinosa</i>	17	57 u. oft/13
<i>Crem. sumichrasti</i>	27	32/10
<i>Mon. carbonarium ebeninum</i>	7	6/5
<i>Sol. picta</i>	11	44/12
<i>Sol. tenuis</i> var.	11	9/5
<i>Azteca instabilis</i>	5	11/2
<i>Camp. abdominalis</i>	15	13/6
<i>Camp. abdominalis</i> medio- <i>pallidus</i>	18	19/8

¹ Zahl gibt an, wie oft die Art in der Pflanze angetroffen wurde.

² Zähler = Zahl der Kolonien; Nenner = Zahl der Pflanzen bzw. Zahl der verschiedenen Niststätten, also z. B. $\frac{23}{6}$ = 23mal in 6 verschiedenen Epiphyten aufgefunden; $\frac{17}{5}$ = 17mal in verschiedenen Niststätten ausschließlich *T. strept.* festgestellt.

heiten anzutreffen. Obgleich sie in Mirador nur in *T. strept.* gefunden wurde, kann auch sie nicht als obligatorisch bezeichnet werden, da sie nur 5mal aufgefunden wurde.

Unter die als fakultativ für *T. strept.* zu nennenden Arten fallen in erster Linie diejenigen, die daneben noch in anderen Bromeliaceen, nicht aber in andersartigen Niststätten notiert wurden. Unter den 4 Arten steht mit 21 Kol. *Iridomyrmex iniquus* var. *nigellus* an erster Stelle, während von den übrigen 3 Arten nur 5—8 Kol. festgestellt werden konnten. Unter die *strept.*-fakultativen Arten, die in Epiphyten und anderen Nistplätzen gefunden wurden, fallen 9 Arten + Subsp., darunter vor allem *Ph. punctatissima* mit 53 Kol. (gegenüber 54 Kol. auf 12 anderen Nistplätzen) und *Crem. sumichrasti* mit 27 Kol. gegenüber 32 Kol. aus 10 anderen Niststätten. Von den übrigen Arten stehen 11, 11, 15, 18 Kol. gegenüber 44, 9, 13, 19 Kol. aus anderen Unterschlupfstellen. 3 Arten sind mit nur 5—7 Kol. vertreten. Von den in *T. strept.* aufgefundenen 36 Arten können demnach keine als obligatorisch, 17 als $\pm$ fakultativ angesehen werden.

Till. Balbisiana:

Obligatorische Ameisenarten: keine.

Fakultative Ameisenarten:

	in <i>T. Bal-</i> <i>bisiana</i>	in anderen Niststätten
<i>Pheidole punctatissima</i> . .	7	100/12
<i>Crem. brevispinosa</i>	57	45 u. oft/13
<i>Crem. opaca dentinodis</i> . .	4	5/2
<i>Crem. sculpturata phytoeca</i> .	4	20/10
<i>Crem. sumichrasti</i>	7	52/10
<i>Sol. picta</i>	9	46/12
<i>Tap. ramulorum inrectum</i> .	4	27/11

Keine der in der Liste angeführten Arten wurde nur in *T. Balbisiana* angetroffen; diese Tillandsie hat also auch keine obligatorische Ameisenart. Unter den 7 als fakultativ zu bezeichnenden Arten steht *Crem. brevispinosa*

mit 57 Kol. an der Spitze, die übrigen Arten weisen nur 4—9 Kol. auf, die Mehrzahl nur einen Bruchteil der in anderen Pflanzen untergebrachten Kol.: *Ph. punctatissima* z. B. 7:100; *Crem. sumichrasti* 7:52; *Sol. picta* 9:46. Der Grad der Hinneigung dieser Arten zu *T. Balb.* ist also gering.

Till. circinnata:

Ameisenarten, die nur in *T. circinnata* aufgefunden wurden:

<i>Macromischa skwarrae</i>	8	<i>Myrmelachista skwarrae</i>	23
<i>Macromischa annectans</i>	3	<i>Myrmelachista skwarrae picea</i> . .	3
<i>Cryptocerus aztecus</i>	7	<i>Camp. novogranadensis</i>	5

Von den 25 in *T. circinnata* aufgefundenen Ameisenarten bzw. Vars. sind 6 nur in dieser Pflanze aufgefunden. Von diesen dürfte *Myrmelachista skwarrae* als neue Art mit 23 Kol. zunächst die beste Anwartschaft haben, als obligatorische Art zu gelten (1 Fund allerdings in *Till. Valenzuelana*,

Mirador); von den übrigen Arten (bei ihnen ist die Zahl der Kol. klein: 3—8) sind *Crypt. aztecus* durch WHEELER, ebenso *Camp. novogranadensis* schon an anderen Niststellen aufgefunden, müssen daher ausgeschaltet werden. Die neuen Arten *Macromischa skwarrae*, *M. annectans*, *Myrmelachista skwarrae picea* als obligatorische Arten an-

Fakultative Ameisenarten:

	in <i>T. circinnata</i>	in anderen Niststätten
<i>Crem. brevispinosa</i> . . .	2 (oft)	94 u. oft/13
<i>Sol. picta</i>	6	49/12
<i>Wasmannia auropunctata</i>		
<i>rugosa</i> ¹	4	5/4
<i>Iridomyrmex iniquus</i>		
<i>nigellus</i>	6	26/3
<i>Camp. substitutus</i> . . .	12	2/2
<i>Camp. abdominalis medio-</i>		
<i>pallidus</i>	6	31/8
<i>Camp. phytophilus</i> . . .	28	4/3
<i>Camp. rectangularis rubro-</i>		
<i>niger</i> ²	26+62	1/1
	Kol. grd. ♀	
<i>Paratrechina vividula</i> .	6	2/2

zusprechen, verbietet die geringe Zahl der aufgefundenen Kol. — Es bleibt demnach nur *Myrm. skwarrae* allein als eventuelle obligatorische Bewohnerin von *T. circ.* übrig.

Unter den 9 als fakultative *T. circinnata*-Ameisen zusammengestellten Arten (s. obige Tab.) sind *Crem. brevispinosa*, *Camp. phytophilus* mit je 28 Kol. und *Camp. rect. rubroniger* mit 26 Kol. und 62 koloniegründenden ♀ die dominierendsten. Von diesen 3 Arten dürfte *Camp. rect. rubroniger* diejenige Art sein, die als die stärkst fakultative Art zu bezeichnen ist, zumal sie von WHEELER 1901 sowie ROSS 1909 schon in Tillandsien festgestellt worden ist, zudem nur selten an anderen Niststätten zu finden ist (WHEELER 1901, Verf. ein einziges Mal unter Rinde eines Obstbaumes). Als fakultative Ameisenarten von *T. circinnata* können 14 Arten (5 + 9) gelten.

Aus Mexiko, spez. Cuernavaca (Mor.) sind durch WHEELER (1901) folgende 7 Ameisenarten aus einer Tillandsie *T. Benthamiana*? bekannt geworden:

Ps. gracilis mexicana, *Crem. brevispinosa* var. *minutus* (FOREL), *Leptothorax petiolatus* FOREL, *Cryptocerus aztecus*, *Cryptocerus wheeleri* FOREL, *Camp. rectangularis rubroniger*, *Camp. abdominalis* var.

Von diesen habe ich Art 3 und 5 nicht wiedergefunden.

Insgesamt sind aus *T. circinnata* und *T. Benthamiana*? für Cuernavaca nunmehr 22 Arten aus 11 Gattungen bekannt: 7 durch WHEELER, 26 durch Verf. (abzüglich von 5 durch WHEELER bereits festgestellte Arten).

¹ Aus Cuernavaca unter Steinen durch WHEELER (FOREL 1901) bekannt.

² Aus Cuernavaca durch WHEELER (FOREL 1901) als Bewohnerin toter Stümpfe und von Tillandsien bekannt.

Till. pruinosa:
Fakultative Ameisenarten:

	<i>Till. pruinosa</i>	Andere Nist- stätten
<i>Neoponera unidentata</i>	12	18/6
<i>Sol. picta</i>	4	51/12

Von 11 Arten in dieser kleinen Tillandsie sind nur 2 Arten mit 12, bzw. 4 Kol. als fakultative Bewohner zu nennen.

Aechmea bracteata:

	<i>Ae. brac- teata</i>	Andere Niststätten
<i>Neoponera villosa</i>	10	12/5
<i>Pheidole punctatissima</i> . . .	8	99/12

Obgleich 15 Arten in dieser Pflanze gefunden wurden, sind doch nur 2 Arten mit je 10 und 8 Kol. als regelmäßig auftauchende Bewohner der *Ae. bracteata* zu nennen.

Till. Valenzuelana:

	<i>Till. Valen- zuelana</i>	Andere Niststätten
<i>Crem. sumichrasti</i>	4	55/10
<i>Crem. brevispinosa</i> . . .	4	98 u. oft/13

Es handelt sich bei diesen Arten (nur 4mal aufgefunden) kaum um fakultative Arten, denn das Verhältnis zur Zahl der übrigen Funde ist zu gering.

Till. dasyliiriiifolia:

	<i>Till. dasyliiriiifolia</i>	Andere Niststätten
<i>Ph. punctatissima</i>	15	92/12
<i>Crem. sumichrasti</i>	10	49/10
<i>Iridomyrmex iniquus ni- gellus</i>	4	28/3

Ph. punctatissima und *Crem. sumichrasti* (2 Arten von 20) behaupten sich mit 15, bzw. 10 Kol. als fakultative Arten.

Aechmea mexicana:

	<i>Ae. mexi- cana</i>	Andere Niststätten
<i>Neoponera unidentata</i> var.	5	23/6
<i>Camp. abdominalis</i> . . .	7	21/6

Ae. mexicana hat von 14 Arten nur 2 Arten, die als fakultativ gelten können.

Aechmea nudicaulis:

	<i>Ae. nudicaulis</i>	Andere Niststätten
<i>Ph. punctatissima</i>	8	99/12
<i>Tapinoma ramulorum in-</i> <i>rectum</i>	4	27/11

Von 7 in *Ae. nudicaulis* festgestellten Arten sind nur 2 herauszuheben. *Ph. punctatissima* mit dem Fundergebnis 8:99 dürfte wohl ausscheiden, so daß allein *Tap. ramulorum inrectum* mit 4:27 als schwach fakultativ angenommen werden kann.

In Anbetracht dessen, daß die Bromeliaceen in ihren Kammern ziemlich gleichartige existenz-ökologische und von anderen pflanzlichen Hohlräumen doch abwegige Bedingungen haben, könnte man erwarten, daß ihre Ameisenfauna, was Häufigkeit und Reichlichkeit der Arten betrifft, in wesentlicher Hinsicht einheitlich und charakteristisch zusammengesetzt sein müßte, kurz: daß die Besetzung der Bromeliaceen eine ihnen eigene Physiognomie haben müßte. Dem ist nicht so. Schon aus der Mannigfaltigkeit der Ameisenbesetzung der einzelnen epiphytischen Bromeliaceen (SKWARRA 1934, III) konnte gefolgert werden, daß kaum Ameisenarten sich herauserschälen lassen würden, die an die eine oder andere der epiphytischen Bromeliaceen gebunden sind; eine große Anzahl von ihnen sind Baum- und Strauchbewohner (Rinde, Hohlstengel, hohle Bäume).

Selbst diejenigen wenigen Arten, die von Verf. *nur* in Tillandsien gefunden wurden, können nicht mit Sicherheit als an Tillandsien gebundene Arten angesehen werden: teils sind sie laut Literatur als Nister aus andersartigen pflanzlichen Hohlräumen bekannt, wenn auch aus anderen Gegenden, teils ist die Zahl ihrer Funde zu gering, um die Beleihung mit der Bezeichnung „obligatorische Art“ zu rechtfertigen. Das negative Resultat in der Suche nach solchen Arten ist auffällig bei der Zahl der untersuchten Bromeliaceen (1476 Ex.). WHEELER (1901) deutete bereits an, daß keiner der von ihm in Cuernavaca aufgefundenen 7 *Till.*-Ameisenarten der Rang einer obligatorischen Art zukäme. PICADO (1913) scheint also Recht zu behalten, wenn er das Vorkommen bromelicoler Ameisenarten abstreitet. Daß solche Ameisenarten noch nicht vorhanden sind, wird vielleicht daran liegen, daß die Bromeliaceen nur Wohnpflanzen, nicht aber direkte Nahrungslieferanten sind, wie auch *S. tibicinis* keine ausschließlich an sie gebundenen Arten aufzuweisen hat, weil auch sie nicht als direkter Nahrungslieferant in Frage kommt etwa wie *Cecropia* oder die Dornacacien. Immerhin ist — wie schon hervorgehoben — eine Neigung bestimmter Arten zu bestimmten *Till.*-Arten feststellbar.

Während die Zahl der an die jeweiligen Bromeliaceenarten gebundenen, mit spezialisiert biologischen Eigenschaften ausgestatteten Ameisenarten verschwindend klein, wenn nicht gar = 0 ist, ist die Zahl derjenigen Ameisenspezies groß, die über ein genügendes Ausmaß an Anpassungsfähigkeit verfügen, um in verschiedenen Bromeliaceen ihr Dasein zu fristen. Unter den Einwohnern der Tillandsien stehen die Ameisen an erster Stelle, was ohne weiteres aus der Übersicht der aus Bromeliaceen erbeuteten terricolen Tierarten zu ersehen ist (diese sind in SKWARRA [1934] bei den einzelnen Bromeliaceen-Arten verzeichnet). Die Dominanz der Ameisen ist ein charakteristisches Zeichen für ihre Neigung zu den Wohnräumen der Bromeliaceen und damit für eine gewisse Zugehörigkeit zu den betreffenden Pflanzen (Ausnutzung durch große Arten als Koloniengründungskammern).

Zusammenfassend ist über die Bromeliaceenbewohner folgendes zu sagen: Von den in die Liste aufgenommenen 59 Arten sind 48 Arten, bzw. Abarten, also die Mehrzahl, in 13 sicher bestimmten Bromeliaceen (davon 3 *Aechmea*- und 10 *Tillandsia*-Arten) aufgefunden. Von diesen 48 Arten und Abarten waren keine in *allen* 13 Bromeliaceen zu finden, nur *Pheidole punctatissima* in 9 Pflanzenarten, je 2 Spezies in 8 und 7 Arten, 3 in 6, 7 in 4, 2 in 3 Arten, 12 Ameisenarten nur in je 2, 9 Arten in 1 Pflanzenart. Folgende Arten sind in den Bromeliaceen dominierend:

Ph. punctatissima
Crem. brevispinosa
Crem. sumichrasti

Sol. picta
Camp. abdominalis mediopallidus
Camp. rectangularis rubroniger

Die ersten 5 Arten sind in der Wahl ihrer Nistplätze nicht wählerisch; sie können auch in Rinde und Rissen von Bäumen nisten. Nur *Camp. rect. rubroniger* scheint Bromeliaceen vor anderen Niststätten zu bevorzugen.

Die in Bromeliaceen nistenden Arten sind also $\pm$ Arten, die pflanzliche Hohlräume lieben, sich aber nicht auf eine Pflanzenart spezialisiert haben. Solange eine Pflanze nur Wohn-, nicht Nährpflanze ist, ist solch eine strenge Spezialisierung auch unnötig. Wir werden also nur da streng obligatorische Arten antreffen, wo die Eigenart der Ernährung eine Anpassung auf die Pflanze hin erforderlich macht.

Ameisenanpassung. Den in Hohlräumen lebender Pflanzen nistenden Ameisenarten muß an sich ein gewisser Grad der Spezialisierung eigen sein, damit sie der Vorteile habhaft werden können, die die Siedlung in Ameisenpflanzen mit sich bringt. Daß die erforderliche Höhe der Anpassungsfähigkeit nur von wenigen Arten erreicht wird, zeigen die vorausgehenden Ausführungen; aus ihnen ist zu ersehen, wie klein die Zahl der an die jeweiligen Ameisenpflanzen gebundenen, also obligatorischen sowie der fakultativen Formicidenspezies ist. Der Grad der Spezialisierung äußert sich 1. in der Annahme der Wohnung an sich, 2. in einer eventuellen Umschaltung der Ernährung, 3. in morphologischen Merkmalen der

Tiere. «Les fourmis se sont grandement différenciées au contact des plantes à fourmis: elles ont changés leurs habitudes diététiques, leurs usages architectoniques et en conséquence elles se sont modifiées dans leurs propriétés morphologiques.» (EMERY 1912, S. 50/51.)

Von der Tatsache der Anpassung an vorhandene Wohnung und ihre Ausnutzung, sowie an etwaige Nahrung ist bereits die Rede gewesen. Es wären hier die morphologischen Eigenheiten zu streifen, die Vorbedingung für das Wohnen in pflanzlichen Hohlräumen sind: a) Notwendigkeit des Festhaftens¹ an ziemlich glatten Wänden (diese Fähigkeit bei *Azteca* und *Cryptocerus* besonders gut entwickelt), ferner Anschmiegsamkeit; diese kann erreicht werden bei gerundeten Körperformen durch große Beweglichkeit, gute Gliederung des Körpers (*Pseudomyrma*) oder durch platten Körperbau (*Cryptocerus*). b) Einfügen in enge Räume erleichtern Schlankheit des Körperbaues (*Pseudomyrma*), Kleinheit oder Platteheit. c) Falls Nahrung von außerhalb heranzutragen ist, sind Flinkheit, Beweglichkeit und Geschicklichkeit vonnöten für die Suchwanderungen der Träger auf schmalen Stengeln, durch enge Rohre usw. Es gewährt besonderen Reiz, die verschiedenen Bewegungsarten der Bewohner pflanzlicher Hohlräume zu beobachten. Die sehr flinken, stark gegliederten *Pseudomyrma* pflegen bei Gefahr vorsichtig zu schleichen, eng angeschmiegt an die Holzstraße ihrer Wohnpflanze. Bei Gefahr huschen sie fort, treffender: sie flitzen von dannen in ruckartig abgesetztem, schleichend wirkendem Lauf, oder sie flüchten auf die entgegengesetzte Seite des Zweiges, um sich dem Auge des Beobachters zu entziehen, namentlich, wenn es sich um einzelne Exemplare handelt, die der Störung ausweichen wollen. Sie zeigen in ihrer Gangart viel Ähnlichkeit mit der sich duckenden, beutesuchenden, beutelüsternden, ruckweise näher kriechenden, stets auf der Hut seienden Katze.

Sehr geschickt sind die meisten Arten im raschen Sichfallenlassen, das beste Fluchtmittel auch der großen Arten, z. B. *Camp. abdominalis mediopallidus*, die leicht in Verwirrung zu bringen sind. Bei Störung, wenn Möglichkeit zum Fallenlassen nicht vorhanden, taumeln sie durcheinander, überkugeln einander, und die kräftigen Tiere, obgleich sie über starke Beißzangen verfügen, also durchaus wehrhaft sind, bieten alsdann den Eindruck völliger Hilflosigkeit und Verstortheit. Die meisten Arten, vor allem die kleinen, ziehen sich scheu und still zurück. Einige dieser Friedfertigen, z. B. *Cryptocerus* bleiben bei Störung oft an Ort und Stelle sitzen, schmiegen sich eng an ihre Nestwand und halten sich bewegungslos wie Hasen, die durch Niederhalten in der Ackerfurche den Vorübergehenden täuschen können. Auf schmalen Pfaden, beim Laufen um Nahrung lassen auch *Cryptocerus* sich fallen oder huschen auf die Gegenseite des Zweiges.

¹ Ob die Larven mancher Myrmecophytenbewohner sich an den Wänden ihrer Hohlräume mit ähnlichen Haftborsten verankern, wie etwa *C. scutellaris* (EIDMANN 1930), muß einer besonderen Untersuchung vorbehalten bleiben.

Wehrhaftigkeit ist den wenigsten und meist großen Arten eigen. Zu den stichwütigsten dürften *Pseudomyrma*-Arten und *Neop. villosa* gehören, die mit Recht gefürchtet sind (der Stich von *Neop. villosa* ist 2—3 Stunden spürbar), während *Azteca*-Arten meines Erachtens und die mir bekannt gewordenen *Crematogaster*-Arten zwar als angriffslustig, nicht aber als abwehrkräftig bezeichnet werden können. Hier spielt eher die Menge, die in den Abwehrkampf eintritt, eine Rolle. Typisch für *Azteca* ist die Angriffsstellung: Anrücken in ziemlich breiter Front mit hochgehobenen Hinterleibern, so daß sie den Anschein erwecken, als beständen sie nur aus Kopf- und Bruststück. Nie lassen diese Ameisen sich fallen, sie haften fest an ihrer Unterlage.

Die Frage der Wehrhaftigkeit der Ameisen ist von Bedeutung für die Abschätzung ihrer Abwehrkraft gegenüber anderen Bewohnern des von Ameisen eingenommenen Hohlraumes oder der ganzen Wohnpflanze. Wenn die Ameise als Verteidiger ihres Wohnwirtes auftreten soll, muß sie wehrhaft sein. Damit stehen wir vor der Frage, ob die Ameisen ihrem Wohnwirt irgendwelchen Schutz gegen seine etwaigen Schädlinge verleihen.

Wie aus der Literatur über die Ameisenpflanzen ersichtlich ist (zusammenfassende kritische Übersicht BEQUAERT 1922), vertraten ihre Entdecker und älteren Erforscher die Auffassung, daß jede der sog. Myrmecophyten und ihre ihnen eigenen Ameisen in symbiontischer Beziehung zueinander stünden, d. h. auf dem Prinzip gegenseitigen Nutzens (BELT-DELPINO-SCHIMPER-Theorie: Pflanze = Wohnungs- und Nahrungslieferant für die Ameisen; Ameise = Schutzpolizei für den Wohnungswirt gegen dessen etwaige Schädlinge). Die Auffassung, daß Pflanzen Hohlräume für ihre Bewohner aufbauen, um diese anzulocken, damit sie gewissermaßen als Miet-entgelt ihre Beschützer werden und Abwehrmaßnahmen gegen Blatträuber, insbesondere *Atta* übernehmen, ist inzwischen widerlegt und zwar für die epiphytischen Rubiaceen durch TREUB 1888, RETTIG 1908, für die Cecropien durch ULE 1897, 1905, 1906, RETTIG 1904, VON IHERING 1907, FIEBRIG 1909, WHEELER 1908, 1913, BAILEY 1922, für die Dornacacien durch WHEELER 1912 usw. BAILEY 1922 spricht die Ameisen als „Parasiten“ der sog. Ameisenpflanzen an: sie sind Eindringlinge, Raum-, bisweilen sogar Nahrungsparasiten, schaden den meisten durch Coccidenpflege und anderes, heben eventuelle Schutznutzen, falls sie einen solchen gewähren (z. B. nach BAILEY im Falle *C. angulata*), dadurch auf.

Wenn die Ameisen ihren Wohnpflanzen *keinen* Schutzdienst zu leisten imstande sind, müssen andere Tiere, darunter Schädlinge und Raumkonkurrenten, die Pflanze ungehindert besetzen, befallen und auch zerstören können. Zur Klärung der Frage des gegenseitigen Nutzens ist Berücksichtigung der gesamten Einwohnerschaft und zwar der Einwohnerschaft der Hohlräume so gut wie die der ganzen Pflanze erforderlich, d. h. es bietet die biocönotische Erforschung der Lebensgemeinschaften der tropischen und subtropischen Ameisenpflanzen die Möglichkeit, dem Myrmecophytenproblem von der Frage des Schutzwertes der Ameisen näherzukommen.

Die Lebensgemeinschaften einiger Ameisenpflanzen.

Die Kürze meiner Arbeitszeit in Mexiko erlaubte es mir nicht, allen von mir untersuchten Pflanzen in bezug auf ihre Lebensgemeinschaften

in gleicher Weise gerecht zu werden. *Cecropia mexicana* mußte fast ganz unberücksichtigt bleiben. Es kann nur folgendes zur Einwohner- bzw. Besucherschaft dieser Bauart gesagt werden: Reich war vereinzelt die Blattfauna an kleinen, grünen flinken Cikaden, die von den Ameisen sicherlich unbeachtet blieben, zumal *Azteca* durchaus nicht zu den Schnellläuferarten gehören. Schädigungen durch *Atta* waren am Blattwerk von *C. mexicana* nicht zu entdecken, sollen aber nach Angabe von FL. SARTORIUS (ROSS 1909) bisweilen vorkommen. Die Wahrscheinlichkeit ist nicht groß, da *Atta* auf den Flußhängen, wo *Cecropia* siedelt, so gut wie gar nicht anzutreffen ist, ebensowenig an jenen Stellen des Regenwaldes oder der Barranca de Tenampa, wo ich Jungstämmchen von 30—40 cm Höhe vorfand. *Atta* als Wanderer auf *Cecropia*-Stämmen sind von mir nicht verzeichnet, obgleich die ♀ bei Einsetzen der Regenzeit eifrig beim Eintragen von allerlei Blattwerk sich betätigten. Sie hatten z. B. einen im Portrero stehenden Apfelsinenbaum völlig entblättert, ohne von der in den Epiphyten (*T. streptophylla*) des betreffenden Baumes nistenden, ungewöhnlich großen Kolonie von *Crem. sculpturata phytoeca* zurückgedrängt zu werden. Vielleicht tritt aber diese anscheinend zurückhaltende subsp. *phytoeca* als Abwehrameise nicht in Tätigkeit. BAILEY (1922) ist für *C. angulata* der Meinung, daß 1. *Atta* wenig Gelegenheit habe, gerade *Cecropia*-Bäume anzugreifen, daß 2. etwaige Schäden durch sie infolge der günstigen Wachstumsverhältnisse sich rasch ausgleichen und nicht auffallen wegen ihrer Geringfügigkeit und 3. *Azteca*-Arten höchstens bei Vertreibung von Ameisen oder sonstigen Insekten eine Rolle spielen, die in ihren Futter- und Laufbereich hineingeraten. Dieser letzten Ansicht kann ich mich für *C. mexicana* nicht ohne weiteres anschließen, denn zahlreiche Ameisenarten besuchten *C. mexicana*-Stämme, darunter *Eciton sumichrasti*, *Cr. brevispinosa*, *Sol.*-Arten, ohne von ihren jeweiligen *Azteca*-Insassen gegnerisch angegriffen zu werden, obgleich z. B. Einzelexemplare von *Crem. brev.* sogar in die Eingänge der *Azteca*-Arten, wenn auch nur für Augenblicke, einspazierten. Ebensowenig sah ich auf frisch gefällte Cecropien *Crem. brev.* durch *Azteca* beim Umherwandern auf Blüten gestört oder behindert. — Allerdings ist mit der Möglichkeit zu rechnen, daß *Crem. brev.* irgendeinen Zweig der betreffenden *Cecropia* bewohnte und somit in weitläufiger Parabiose zu *A. coeruleipennis* bzw. *A. xanthochroa* oder beiden stand und aus diesem Grunde nicht in die Gruppe der von der vorherrschenden Baumameise „Angegriffenen“ gehörte.

Auch Heuschrecken dürfen unbelästigt von Ameisen Cecropien überfallen: Prof. DAMPF, Mexiko D. F. (mündliche Mitteilung) hat 1924 bei einem starken Heuschreckeneinfall in Cordoba (Ver.) eine *Cecropia* fotografiert, deren Stamm und Zweige bis in die höchsten Spitzen hinauf von kletternden Heuschrecken besetzt waren (Abb. 2).

Acacia-Bewohner. Die Bewohner von *A. sphaerocephala* und *A. cornigera* (SKWARRA 1934), sind teils Dornbewohner (Lepidopterenlarven

stetig, Thysanopteren und Pseudoskorpione vereinzelt), teils Blattverzehr (Lepidopteren und 1 Col. *Skwarraia paradoxa*), teils Blüten- (Lep.) und Fruchtzerstörer (Col.). Außerdem nisten Vögelarten, Webervögel, ferner *Pytanguis derbianus* (SKWARRA 1934, Abb. 37) auch auf den von Ameisen besetzten Sträuchern. EMERY (1912, *Plantes à Fourmis*, S. 47) ist der Meinung, daß die auf ameisenbesetzten Acacien bzw.



Abb. 2. Heuschreckenlarven überfallen eine *Cecropia* sp.: sie klettern am Baum empor und sind als dunkle Striche auf den Stämmen sichtbar.

Phot. A. Dampf in Cordoba (Ver.) 1924.

Cecropien siedelnden sonstigen Insekten deshalb von Ameisen unbelästigt auf gleichen Sträuchern mit oder neben ihnen wohnen können, 1. weil sie die Zweige nicht erschüttern, also die Ameisen gar nicht beunruhigen. 2. Weil die Ameisen spez. *Pseudomyrma*-Arten (bzw. *Cecropia*-Ameisen) vorwiegend vegetarisch eingestellt sind. Ich halte beide Gründe nicht ohne weiteres für richtig. Zwar dürften die Insekten die Zweige tatsächlich kaum erschüttern und dadurch eine Beunruhigungsmöglichkeit der Ameisen vermeiden. Viel bedeutsamer ist die Tatsache, daß die meisten *Acacia*-Insekten zu klein sind, um überhaupt von den Ameisen wahrgenommen zu

werden, z. B. *Thysanopteren* (*Diceratothrix horridus* PRIES.), die sich immer nur in leeren Dornen fanden und dort ihre Entwicklung durchzumachen schienen, wie auch einige Pseudoskorpione: *Dinochernes vanduzeei* (CHAMB.), *Pseudazaona communis* BEIER, *Parachernes distinctus* BEIER. Andere Insekten sind unangreifbar: z. B. verschiedene Microlepidopteren verspinnen völlig Blätter und Blüten und zerstören von ihren für Ameisen zugänglichen Schlupfwinkeln aus, von Ameisen unbehindert, Blätter und Blüten. Die in Dornen sitzenden Microraupe sind durch eine seidige Scheidewand vor der Zudringlichkeit der Angreifer geschützt, und schließlich hat die von den Blättern lebende Col.-Larve *Skwarraia paradoxa* (V. EMDEN 1932) in ihrem sie völlig deckenden Gehäuse ein ausgezeichnetes Schutzmittel gegen anmarschierende Ameisen. — Selbst der stark gepanzerte Käfer, falls er für die Eiablage *A. cornigera* aufsucht, — damit ist nicht gesagt, daß die Eiablage auf dem Strauch erfolgt — dürfte für die Ameisen unangreifbar sein. Zwischen die an der Unterseite des Körpers befindlichen Chitinwülste kann er seine Beine einziehen; er kann sich völlig unbeweglich halten oder leicht fallen lassen und dadurch schnellstens einer Gefahrzone entweichen.

Es gibt auch Dornacaciensiedler, die beim Niedersetzen auf die Sträucher die Zweige recht heftig erschüttern, z. B. Webevögel und *Pytanguis derbianus*, wenn er sein Laubennest baut. Dennoch werden die Bruteltern von Ameisen so wenig oder gar nicht belästigt, daß sie ihre Brut hochziehen können. Untersuchung über den Mageninhalt der Vögel, ob sie vielleicht etwa angreifende ♀ wegfressen, ob also die Ameisen ins Nest zu den Jungen dringen, konnte ich leider nicht machen, da die Vögel erst den Bau der Nester fertiggestellt hatten, als meine Arbeitszeit für Mirador abgelaufen war. Nach STRESEMANN frißt *P. derbianus* fliegende Insekten.

Die Ameisen sind also weder imstande, die Blattwerk, Blüten und Früchte des Strauches zerstörenden Insekten fernzuhalten, noch die Vögel zu verjagen, die durch häufige Erschütterung der nestbesetzten Zweige den dortigen Ameisenkolonien ständige Beunruhigung schaffen. — Die Frage des Nutzens der Ameise für die Pflanze ist also für die *Dornacacien* negativ entschieden.

Die Frage des gegenseitigen Nutzens zwischen Bromeliaceen und Ameisen ist leichter zu lösen. Die Tatsache, daß selbst im Freien stetig besiedelte Bromeliaceenarten, also die bulbösen Bromeliaceen (*T. streptophylla*, *T. circinnata*, *T. Balbisiana*, sowie *Ae. bracteata*) in Anzahl ohne jegliche Ameisenbesetzung gedeihen konnten, zeigt, daß diese Pflanzen auf Anwesenheit und Beeinflussung durch Ameisen nicht angewiesen sind. Im Gewächshause des Bot. Institutes der Universität Königsberg i. Pr. gedeihen zahlreiche Bromeliaceen, darunter einige der oben genannten, seit Jahren ohne Ameisenkolonien, ebenso die von mir aus Mirador mitgebrachten Tillandsien. Die Ameisen sind auf dem Transport aus

Mangel an Futter (wieder ein Beweis, daß die Pflanze ihnen keine ausreichende Ernährung liefert) eingegangen. Eine *T. streptophylla*, die ich auf meinem Zimmerfenster halte, hat sogar ein Kindl getrieben, das sich kräftig entwickelt. Für die Bromeliaceen (desgl. auch *Schomburgkia*¹) kann ich also sagen: Die Pflanzen bedürfen zu ihrem gedeihlichen Fortkommen (Wachstum) in keiner Weise der Ameisen. Die Entwicklung ihrer Pseudobulben ist nicht von der Einnistung der Ameisen abhängig. — Aber einen kleinen Nutzen haben sie doch von ihnen. Zwar nicht den von SCHIMPER (1888, S.25) angegebenen: „Die zahllosen Ameisen im Luftwurzelsflecht vieler Orchideen bilden eine Schutzarmee gegen die Blattschneider, falls solche die Orchideen aufsuchen und diejenigen, welche sich häufig im Humus von Rosetten epiphytischer Tillandsien (einschließlich *Vriesea*) aufhalten, werden wohl die *Affen* (kursiv von Verf.), welche die saftigen Blattbasen dieser Pflanzen gern abbeißen, fernhalten.“ Bei Gegenwart der Ameisenkolonien lagern sich Fraßabfälle, Kot, Puppenhäute in den Kammern ab und können nach erfolgter Zersetzung von den Blattschuppen aufgenommen werden². Die Ameisen tragen also durch Anreicherung der der Pflanze nutzbaren Nährstoffe zu ihrer Wachstumsförderung bei. Diese darf nicht überschätzt werden: einmal bleibt zu bedenken, daß die Pflanze im allgemeinen auch dann über ausreichende Nährstoffe verfügt, wenn Wasser, Wind und Nichtameiseneinwohner (solche dürften immer vorhanden sein) zusammenwirken. Hineingeschwemmte Erde (jeder Regentropfen hat obendrein als Kondensationskern ein Staubkorn), hineingewehtes Laub, herabgefallener Kot von Vögeln, Hinterlassenschaften verschiedenartiger Herbergsgäste oder Siedler (also auch Fraßabfälle, Kot, eventuell Häute und Hautfetzen) zersetzen sich und werden der Pflanze zum Nährstofflieferanten. Einfalllaub als Humusbildner kommt für bulböse Tillandsien wegen ihrer Eingeschnürtheit am „Karaffenhals“ nicht in Frage. Bei ihnen ist daher die durch Ameisensiedler herbeigeführte Humusanreicherung prozentual höher anzuschlagen. HARMS (1930, S. 76) spricht allerdings die Vermutung aus, daß die extrem atmosphärischen Epiphyten neben dem Wasser auch ihre mineralogischen Nährstoffe aus der Luft beziehen.

Der eventuelle Wachstumsvorteil durch Anreicherung von Humusstoffen wird zum Teil aufgewogen durch Behinderung von Wasserzufuhr

¹ Betreffs des gegenseitigen Nutzens zwischen der Orchidee *Diacrium bicornutum* und ihren Ameisen wird in Gard. Chroniel. 1895, Bd. 2, S. 640 die Ansicht ausgesprochen, daß Ameisen die Wurzeln ihres Wohnwirtes angeblich mit einem Pilzmyzel bekleiden und dieses erst die Pflanze zur Aufnahme von Nahrung befähige. DANNECKER 1898 erkannte diese Darstellung als Fiktion, denn die betreffende Orchidee hat in Gewächshäusern auch ohne Ameisen und ohne Pilzmyzel ein gutes Gedeihen.

² Wegen der dauernden Auswertung von tierischen Substanzen zum Zwecke der Ernährung wären nach Meinung von PICADO (1913) die Bromeliaceen mit weit größerem Rechte als insektivoren zu bezeichnen als andere Pflanzen. Er vergiftet, daß zu insektivoren Pflanzen nur solche gerechnet werden, die *Tierfang* treiben.

und damit der Wasserspeicherung, durch Saftentziehung, die Coccidenzuchten von Ameisen für die Pflanze im Gefolge haben, und schließlich durch Anlockung von Spechten (Durchlöcherung der Pflanze, Austrocknung derselben unter Umständen). Allerdings fiel im Arbeitsgebiet auf, daß abgesehen von alten, abgeblühten, daher naturgemäß allmählich abtrocknenden Pflanzen durchweg sehr frischwüchsige Tillandsien vorhanden waren. Es hat den Anschein, als seien weder Cocciden noch Fraßverletzungen durch Ameisen (Gräben für Cocciden im Schaft, Fraßtätigkeit beim Bau von Zugängen, Abnagen von Schuppen als Abdichtungsmaterial) und durch Raupen, sowie die tief eindringenden Schnabelhiebe der Spechte von auffällig lebensstörendem Einfluß auf die Pflanzen. Die günstigen klimatischen Lebensumstände lassen sie diese Verletzungen anscheinend leicht überwinden, denn auch die Pseudobulben der *S. tibicinis* sind durch die zahlreichen, durch starke Schnabelhiebe beigebrachten Verwundungen nicht zum Tode verurteilt. — Schutz gegen Insektenfraß bedeuten die Ameisen den Pflanzen nicht, denn die schwerste Fraßtätigkeit führten Raupen aus, und diesen konnten die Ameisen anscheinend nicht beikommen in ihren von ihnen besetzten und anscheinend auch isolierten Blattscheidenbüschen. Ob Ameisen als Blütenbestäuber (die Pollen sind klebrig-ölig; die Pflanzen auf Insektenbestäubung angewiesen) fungieren, gelang nicht zu beobachten. Sicher ist Verschleppung von Samen, in den meisten Fällen wider Willen, denn viele Samen werden in die Pflanzen hineingeweht und geraten damit ins Laufgehege der Ameisen. Tragen von Tillandsiensamen wurde in 2 Fällen beobachtet.

Selbst wenn die durch Ameisen eventuell bedingte Wachstumsförderung der von ihnen besetzten Bromeliaceen so hoch als Nutzen gewertet werden kann, daß derselbe durch die Fraßverletzungen, die Coccidenzuchten und die durch Abdichtung eventuell sogar abgedämmte Wassermenge nicht als aufgehoben angesehen werden kann, ist der Vorteil, den die Pflanze ihren Ameisenbewohnern liefert, ungleich größer: eine wohl temperierte, gut durchfeuchtete, leicht isolierbare, aber andererseits, falls erforderlich, rasch zu vergrößernde, mehrjährig benutzbare Wohnung im Bereich eines günstigen Jagdreviers, das die Wohnpflanze sowie deren Wohnwirt, der Baum mit seinem gesamten Epiphytenbestande, darstellt.

Ein Bild der Lebensgemeinschaft des Jagdgebietes der Bromeliaceenameisen zu geben, ist eine Unmöglichkeit; in den feuchten Gegenden der Tropen sind Insekten in solchen Mengen vorhanden, daß allein das Zusammentragen des Materials kaum durchführbar wäre, von der Auswertung derselben in Anbetracht der Schwierigkeiten, für alle Gruppen Spezialisten aufzufinden zu machen, die zudem über ihre Arbeitszeit frei verfügen können, ganz zu schweigen.

Berücksichtigt man die ungeheure Zahl der Bromeliaceen, die auf tropischen und subtropischen Bäumen wuchern, so kann man sich leicht

einen Begriff davon machen, daß Dunkelheit und Feuchtigkeit liebende Tiere in ungeheurer Fülle in der unübersehbaren Menge der Schlupfwinkel unterkriechen können, die die Gesamtheit der Epiphyten eines einzigen Baumes im Eichendorn- oder Regenwalde, ja selbst im Weidelande darbietet, zumal jede Bromeliacee von einem bestimmten Alter ab in mehrere kleine, nicht miteinander kommunizierende Depots zerfällt.

Da meine Arbeitszeit in eine schwere Dürrezeit fiel, die das Insektenleben selbst in jenem küstennahen Bereich stark einschränkte, so konnte ich es wagen, wenigstens eine Bestandesaufnahme über die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft der von Ameisen bewohnten Bromeliaceen zu versuchen. Obgleich die nachstehenden Ausführungen stark lückenhaft sind¹, bedeuten sie doch einen ersten Schritt zur Kenntnis der Lebensgemeinschaften wasserfreier Blattscheidenausbauchungen bei Bromeliaceen.

Jede Blattwinkelkammer der Bromeliaceen stellt je nach den Eindringungsmöglichkeiten des Wassers ein Terrarium oder ein Aquarium dar (SKWARRA 1934, S. 28). Als Aquarium muß jede Kammer gelten, die den größten Teil des Jahres stehendes Wasser hält. Aquarien wie Terrarien können nebeneinander vorkommen, und zwar nicht nur in der von PICADO (1913) angegebenen Einteilung, daß die peripheren Kammern die Terrarien, die zentralen die Aquarien sind; Abweichungen von dieser durch Auflockerung der älter werdenden äußeren Blätter bedingten Aufteilung gehen allerdings auf äußere Einflüsse zurück: Absperrung des eindringenden Wassers durch Einfallaub und Baumaßnahmen terricoler Einwohner. Die xerophytischen Bromeliaceen mit Bulbusbildung können auch während der Regenzeit als Terrarium bestehen bleiben, denn eine Permanenz der Wasservorräte besteht nicht immer (vgl. die diesbezügl. Ausführungen in SKWARRA 1934, S. 25); zeitweise Austrocknung der Pflanzen gibt PICADO (1913) nur zu: 1. wenn Pflanzen durch Windstöße herabgerissen werden und ihr Wasser ausschütten; 2. bei Durchlöcherung von Blättern durch phytophage Insekten. Es liegt im Bautyp der Bromeliaceen begründet, daß die Blattwinkel trichterförmiger und zylindrischer Formen vorwiegend Aquarien bilden, die bulbösen Tillandsien (vorwiegend Tauspflanzen) hingegen überwiegend oder ganz sich in Terrarien aufteilen. Terrarien existieren nicht nur neben-, sondern auch übereinander, wenn durch eingefallene Blätter, namentlich in großen Bromeliaceen, eine Vertikalteilung einiger Kammern erfolgt.

Die tierische Assoziation in den Bromeliaceen spaltet sich also auf in eine solche der Aquarien und eine der Terrarien. In denjenigen Aquarien, die einen Teil des Jahres ohne stehendes Wasser sind, kann eine Durchmischung beider Faunen eintreten. In solchen Kammern sind neben

¹ Eine listenmäßige Zusammenstellung kann erst dann gegeben werden, wenn alles Material bestimmt ist; die Microfauna ist — von Milben abgesehen — nicht berücksichtigt. Nematoden wären zu erwarten.

aquatischen Tieren Neueindringlinge als Vertreter terricoler Tier zu erwarten.

Aus den Aquarien sind dank der Arbeiten von FR. MÜLLER (er hat 1879 einen bromelicolen Muschelkrebs beschrieben), CALVERT (1911), LÜDERWALDT (1915), PICADO (1913) Tiere der verschiedensten Klassen und Ordnungen bis hinauf zu den Batrachiern als Mitglieder der Bromeliaceenfauna festgestellt worden. „Fast alle Tiergruppen, die sonst Lachen und Sümpfe bewohnen, haben Vertreter (PICADO 1913 gibt eine Aufzählung derselben) in der aquatischen Bromeliaceenfauna“ (HARMS 1930). Neben und zwischen diesen oder von ihnen völlig isoliert in gegeneinander abgegrenzten Kammern leben spezifisch bromicol-aquatische Tiere, die in terrestrischen Wasserstellen nicht aufgefunden werden, z. B. Larven von Libellen (*Mecistogaster*), Stechmücken usw. Die Zahl der bromelicolen Wassertiere ist gegenüber der Zahl der Ubiquisten, d. h. solcher, die auch in terrestrischen Lachen wohnen, gering. Manche dieser bromelicol-aquatischen Tiere sind sehr selten, z. B. hat CALVERT von der *Mecistogaster*-Larve in je 3 Stunden Suche durchschnittlich je 3 Exemplare aufgefunden. — Rein aquatische Becken habe ich, da Ameisen im Mittelpunkt der Untersuchung standen, nicht überprüft; da aber infolge der damals in Mirador herrschenden Dürre die meisten Kammern trocken waren, so gerieten mir doch eine Reihe aquatischer Tiere in die Hand, Larven und Puppen verschiedener Dipteren: Chironomiden u. a., Libellen: *Mecistogaster modestus* SELYS (nie mehr als 3 Exemplare pro Pfl.), aquatische Coleopteren, vereinzelt Copepoden und Schnecken. Daneben eine Anzahl von Tieren, die in stark feuchtem Detritus die für sie ungünstige Trockenheit zu überwinden vermochten. Es dürfte sich bei der Mehrzahl der aquatisch-bromelicolen Tiere um solche handeln, die zeitweise nicht zu lang andauernde Austrocknung der Becken ertragen können. Auffallend war das Zurücktreten aquatischer Fauna in *T. dasyliriifolia*, obgleich gerade diese Pflanze im schattigen Buschwalde am längsten ihr Wasser bewahrt hatte.

Zur terricolen Fauna der Bromeliaceen rechnen Vertreter von:

Acarinen, Ixodiden, Opilioniden, Spinnen, Skorpione, Pseudoskorpione, Myriopoden, Insekten: Collembolen, Thysanopteren, Hemipteren (Wanzen, Blattiden, Cocciden, Psociden), Orthopteren (Forficuliden, Grylliden), Dipteren (Microdon, Larven von div. Dipteren), Lepidopteren (Raupen von Eulen vorwiegend), Hymenopteren (Ameisen, Wespen, Bienen usw.), Coleopteren (Chrysomeliden, Canthariden u. a.), Würmern, Kröten, Fröschen, Salamandern (Larv. aquatil).

Wirbeltiere (Frösche — vorwiegend Laubfrösche — Kröten und Salamander) fanden sich meist vereinzelt und nur in den großen Bromeliaceen *Ae. bracteata* und *Ae. mexicana*. Merkwürdigerweise sind mir in diesen Pflanzen niemals Schlangen begegnet. Welche Mitglieder der Bromeliaceen-Einwohnerschaft den genannten Wirbeltieren zum Opfer fallen, ob es zum Teil Ameisen sind, habe ich leider versäumt festzustellen. Magenuntersuchungen hätten Klarheit gegeben.

Das Heer der Arthropoden, das in den Schlupfwinkeln der Bromeliaceen sich zusammenfindet, ist groß. *Spinnen* steckten in jeder Pflanze, die Mehrzahl im Jugendstadium. Von der Ausbeute, die mir tatsächlich in die Hände fiel, waren etwa $\frac{1}{3}$ nur voll entwickelte, bis auf die Art hin bestimmbare Tiere. Vereinzelt hielten große Vogelspinnen die Herzröhren von *Ae. mexicana* und *Ae. nudicaulis* besetzt, wo sie auf Beute lauerten, wohl auch der eindringenden Wirbeltiere (Frösche) habhaft werden konnten. Die Spinnenfauna zeigt große Unstetigkeit in Art und

Gattung (ROEWER 1933); nur wenige Arten traten mehrmals in Erscheinung: *Laronia purpuri* ROEW. je 1 Exemplar in 4 verschiedenen Bromeliaceen, *Dysderina plena* CAMBR. 6 ♀ aus 3 Arten von Bromeliaceen (6 Exemplare), *Cupiennius sallei* KEYS in *Ae. mexicana*, 5 ♀ aus 5 Exemplaren. Es waren also stets Einzeltiere, wie es sich für bewegliche, oft den Platz wechselnde Räuber ziemt (die Arten sind in SKWARRA 1934 bei den jeweiligen Pflanzen mit ihren Namen und ihren Zahlen gegeben), nur juvenile Tiere machten sich bisweilen in Anhäufungen (Höchstzahl 32 Exemplare) bemerkbar. Gespinste traten selten in Erscheinung (z. B. *Tulpius* sp. in *T. circinnata* hatte ein zierliches Rundnest gebaut und schien darin Ameisen zu fangen). In Massen dagegen traten *Opilioniden* auf, ♂ ♀ von nur 3 Arten, die sämtlich neu waren (ROEWER 1931): *Cynortula wheeleri* ROEW., *Cynorta dampfi* ROEW., *C. skwarrae* ROEW. Die beiden letztgenannten Arten wurden nur in Bromeliaceen angetroffen, während mir die erste Art auch in anderen Niststätten begegnete: unter Strünken von abgeschnittenen Bananen usw. *C. skwarrae* lebte zwischen den Blattscheiden von *Ae. bracteata* in solchen Mengen, daß die verdunkelten Teile der Blätter buchstäblich mit den Tieren bedeckt waren, die mit ihren erbsengroßen, etwas abgeflachten, braunroten harten Körpern sich eng an die Wandung schmiegt und sich zunächst bewegungslos hielten, ehe sie die Flucht ergriffen. Es scheint, als ob diese Opilionidenart aus Geselligkeitstrieb sich in so großer Wohndichte zusammenhielt.

Milben: Die Microfauna der Bromeliaceen ist aus Mangel an Zeit zu kurz gekommen. Die Detritushäufchen aus den Pflanzen legte ich wiederholt auf kleine Sylvestritrichter, erhielt jedoch auf diese Weise keinerlei Milben. Da Oribatiden, wenn sie sich bewegen, leicht sichtbar werden, so muß die Besetzungszahl gering gewesen sein. Die nachfolgenden Arten, teils Oribatiden, teils Uropodiden sind erst nachträglich bei der Sichtung des Materials teils in Detritusresten, teils zwischen den Ameisen gefunden worden. Nach Angaben des Bearbeiters Dr. M. SELLNICK dürfte die Mehrzahl der Uropodiden myrmecophil sein, wofür die Tatsache spricht, daß ich sie erst im Konservierungsalkohol bei den Ameisen vorfand, daß sie sich demnach zwischen den Ameisen (ohne Detritus) oder an den Ameisen befunden haben müssen. Ich gebe nachfolgend die Namen der in den Bromeliaceen aufgefundenen Milben:

Oribatiden:

1. *Scheloribates praeincisus* B. var. *interruptus* B. (1) in *T. streptophylla*, die Nester von *Ph. punctatissima* und *Sol. picta* barg.
2. *Gabumna banksi* JACOT (1) in *T. circinnata*, Nest von *Camp. phytophylus*.
3. *Oppia quadripilosa* SELLNICK in *Ae. mexicana*: 3 Exemplare in ameisenfreien Pfl., je 1 Exemplar im Nest von *Crem. sumichrasti* und *Camp. abdominalis mediopallidus*.
4. *Pelops* sp. (2) in *T. streptophylla*, Nest von *C. abd. mediopallidus*. Obgleich anzunehmen ist, daß nach Angabe von Dr. SELLNICK die Oribatiden in keiner

Beziehung zu den Ameisen stehen, habe ich bei den jeweiligen Funden die Ameisenarten angegeben, aus deren Nestern die Oribatiden stammten.

Urrpodiden.

1. *Oplitis pennsylvanicus* (BERL.) 138 ♀, 19 ♂ vorwiegend in *T. streptophylla* (18mal) festgestellt, und zwar bei *Camp. abdominalis* (3mal), ihrer subsp. *mediopallidus* (10mal), ferner je einmal bei *Neoponera unidentata*, *N. lineaticeps*, *Pheidole punctatissima*, Ph. sp., *Wasmannia auropunctata* var. *rugosa*. Die Art lebt auch in Cuernavaca (Mor.) in *T. circinnata* an *Camp. rectangularis rubroniger*.

2. *Oplitis mediocris* SELLNICK (18 ♀, 2 ♂) in *T. streptophylla* (4mal) und *T. Balbisiana* (einmal) in Nestern von *Ponera crenata* (3mal), *N. lineaticeps* (einmal), *Sol. picta* (einmal).

3. *Oplitis diversus* SELLNICK (31 ♀, 1 ♂) in *T. streptophylla* (6mal) und *Ae. bracteata* (einmal) in Nestern von *Neoponera villosa* (2mal), *N. unidentata* (einmal), *N. lineaticeps* (einmal), *Camp. abdominalis* (2mal), subsp. *mediopallidus* (einmal).

4. *Oplitis parvulus* SELLNICK (5 ♀, 3 ♂) in *T. streptophylla* bei *C. abdominalis mediopallidus*.

Laelaptiden.

1. *Laelaspis altus* SELLNICK (29 ♀, 7 ♂) in *T. streptophylla* bei *Pheidole punctatissima*.

Die Liste zeigt, daß *Camp. abd. mediopallidus* diejenige Ameisenart ist, die das meiste Milbenmaterial geliefert hat. Es wurden bei ihr folgende Uropodiden gefunden: *Oplitis pennsylvanicus* 10mal, *O. diversus* und *O. parvulus* je einmal. Fast alle Milben fanden sich im Bereich großer Ameisenarten, außer bei der oben genannten Form noch bei folgenden Arten: *Neop. unidentata*, *N. lineaticeps*, *N. villosa*, *N. crenata*, *Camp. abdominalis*, *Camp. rectangularis rubroniger*. Die Mehrzahl der Milben stammt aus *T. strept.*, nur ganz wenig Material aus anderen Bromeliaceen.

Pseudoskorpione (noch nicht alle Arten bestimmt) traten einzeln (darunter *Alcalochernes mexicanus* BEIER, *Parachernes pulchellus* [BANKS]) sehr stetig auf, schienen aber in den wenigsten Fällen an die Ameisen gebunden zu sein. *Pseudozoaona communis* BEIER tauchte 2mal in solchen Massen in *Ae. bracteata* auf, daß ich weder alle Exemplare einsammeln noch zählen konnte. Es scheint, daß diese Art gesellige Neigung hat. Sie ist nicht ausschließlich bromelicol, denn 2 ♀ fand ich in Dornen von *A. cornigera*, zahlreiche Exemplare unter Baumrinde. Immerhin ist sie ein Bewohner pflanzlicher Hohlräume. — Vereinzelte echte *Skorpione*, darunter auch juvenile Exemplare, sichtete ich vornehmlich in den trichterförmigen Pflanzen.

Überraschenderweise fanden sich 2—3mal in Einzelstücken in den Bromeliaceen, z. B. in *Ae. bracteata* auch Nymphen einer *Ixodide*, wahrscheinlich *Amblyomma oblongoguttatum* KOCH, von der ich an der Pazifikküste bei Tepic (Nay.) ♂♀ (teils im Hause, teils am Boden) aufgefunden habe. Nach Angabe von Prof. P. SCHULZE, Rostock, ist diese Spezies bisher gemeldet aus Brasilien, Bolivien, Br. Guiana und Panama. „Als Wirt sind bisher bekannt: *Tapirus*, *Dicotyles*, *Dasypus*, *Odocoileus*. Die NUTTALschen Nymphen stammten aber von einem Vogel turkey buzzard,

Catharistes atratus. Sollte die Art als Nymphe ständig bei Vögeln leben, wäre vielleicht auch das Vorkommen auf den Epiphyten verständlich.“

Myriopoden waren wider Erwarten gering an Zahl, im Maximum pro Pflanze 9 Exemplare, oft keine; große Arten waren selten. Die Sammelzeit schien ungünstig, denn es waren unter den eingesammelten Stücken nur wenige geschlechtsreife Tiere, so daß die Ausbeute enttäuschte.

Asseln waren spärlich, nur in *T. circinnata* stieg die Ausbeute auf 24 Exemplare in 1 Pflanze, allerdings fanden sich in 222 Pflanzen nur 8mal 1—24, in *T. streptophylla* 4mal 1—2—5 Exemplare.

Die Zahl der *Collembolen* variierte stark aus nicht recht ersichtlichen Gründen. Eine Gebundenheit an die Ameisen ließ sich nicht nachweisen, wenn auch manche der Arten in Ameisennestern vorgefunden wurden. *Aechmea bracteata* und *Ae. mexicana* zeigten die stärkste Besetzung. Zahlenwerte zu geben ist zwecklos, da die erbeuteten Tiere immer nur einen kleinen Teil der tatsächlichen Befunde ausmachen. Immerhin dürfte es interessieren zu wissen: Coll. wurden festgestellt in *Ae. mexicana* 12mal (erbeutetes Maximum 57 Exemplare), *T. dasyliriifolia* 7mal, *Ae. bracteata* 10mal, *T. circinnata* 27mal, demnach ist die Ausbeute gering gegenüber der Zahl der untersuchten Pflanzen.

Wanzen traten kaum in Erscheinung und verbargen sich einzeln, z. B. in *Ae. bracteata* gern im Einfallaub. Nur in *T. dasyliriifolia* fand ich einmal eine Ansammlung von 14 Exemplaren. Diese Tillandsie ergab die reichste Wanzenausbeute: 27mal 1—14 Exemplare. — Cocciden häufig — *Psociden* waren sehr selten (Cuernavaca).

Regelmäßig, wenn auch vereinzelt zeigen sich flüchtige *Blattiden*, meist im Larvenzustand. Daß *Forficuliden* — wie es scheint, in wenig Arten — stetig auftauchten, oft 2—3 Exemplare in einer Kammer, ist in Anbetracht ihrer Vorliebe für dunkle Winkel nicht verwunderlich. Andere Orthopteren (darunter Grylliden) waren selten und schnellten beim Ablösen so rasch aus ihrem Versteck, daß ich ihrer nur in wenigen Fällen habhaft werden konnte. Eine *Ae. mexicana* barg 20 kleine Orthopteren-Larven. Wanzen und Orthopteren sitzen oft in den Blattrollungen, während Blattiden in den Blattwinkeln stecken. Es ist also wenigstens bei Tage eine vertikale Verteilung innerhalb der Pflanzen zu beobachten.

Mannigfach war die *Dipteren*-Fauna. Verschiedenartige Larven steckten im feuchten Detritus krugförmiger Pflanzen: dickbäuchige Tipulidenlarven, die sicher der terricolen Fauna zuzurechnen sind. Aus einer in *T. circinnata* aufgefundenen Larve (Puppenhülle SKWARRA 1934, Abb. 21a) ergab Zucht eine *Therenimyia*, wahrscheinlich *Th. auripilum* BIGOT, deren Flügel nicht voll entwickelt waren. In *T. dasyliriifolia* waren von 87 Dipteren-Larven 69 der terricolen Fauna zugehörig; in *T. streptophylla* traten Dipteren stark zurück. — Eine spärliche Stetigkeit zeigte sich im Vorkommen von *Microdon*-Larven (1—5), in *T. strepto-*

phylla 21mal 1—5, d. h. lebende Larven gab es nur in etwa $\frac{1}{5}$ der untersuchten Exemplare, leere Gehäuse von Puppen fanden sich oft. Zucht gelang in 3 Fällen, doch ist erst eine Art bestimmt: *Microdon superbus* WIED. aus *T. circinnata*.

Die *Coleopteren* waren neben den Ameisen in Bromeliaceen im Vergleich mit den übrigen Gruppen am reichsten vertreten. Arten wie Wohndichte waren sehr verschieden, z. B. *Ae. nudicaulis*: 1 Col. auf 12 Pflanzen, *Ae. mexicana* 166 Exemplare auf 26 Pflanzen, *T. dasyliirii-folia* 94 auf 43, *Ae. bracteata* 70 auf 25, *T. Balbisiana* 19 auf 92, *T. circinnata* 22 auf 222 Pflanzen. *Ae. mexicana* und *T. dasyliirii-folia* weisen offensichtlich das reichste Coleopterenmaterial auf. CHAMPION nimmt für gewisse Arten, bzw. ganze Gattungen von Col. an, daß sie bromelicol seien. Staphyliniden sind vorherrschend, wenn auch ihre Zahl oft nicht über 1 Exemplar pro Pflanze hinausgeht (im Maximum 5—20 Exemplare in den untersuchten Bromeliaceenarten). Daneben traten vereinzelt Carabiden (1—3 Exemplare) auf, darunter *Colpodes* sp., *Amara* sp.; 2mal fand sich eine neue Art: *Calleida skwarrae* LIEBKE. — In mehreren Exemplaren, in spärlicher Stetigkeit zeigten sich Elateriden, die nach dem Vorhandensein von Larven zu schließen, ihre Entwicklung in den Pflanzen durchlaufen. Eine einzige Elateridenart (*Glyphonix quadricollis* CHAMPION) von 9 in Bromeliaceen erbeuteten Arten fand sich in 4 verschiedenen Tillandsienarten 11mal, wenn auch nur in 1—7 Exemplaren. Als bromelicol ist sie nicht ansprechbar, da ich 16 Exemplare dieser Art im hohlen Holz von *Croton gossypifolius* entdeckt habe. Col.-Larven waren äußerst selten, in *T. circinnata* fand ich 2 Dermestidenlarven, in gewisser Regelmäßigkeit neben Elateridenlarven Cryptocephalinenlarven. Diese sind imstande, ihre beschädigten Gehäuse auszubessern; eine der Larven hatte ihre alte, in 2 Hälften geborstene Hülle nicht wieder verwertet, sondern eine völlig neue gebaut. Die Tiere nähren sich von Epidermisschuppen der Blätter und haben mit den Ameisen, in deren Räume sie sich bisweilen fanden, nichts zu tun, denn sie entwickeln sich auch in ameisenfreien Blattwinkeln. — Dagegen scheinen die zierlichen Pselaphiden fast ausschließlich in Ameisennestern, meist in Einzelexemplaren zu leben. Ich vermißte sie völlig in *Till. circinnata*. — Bisweilen traten auch Rübler auf, ebenso Tenebrioniden. Trotz des reichen Detritus in *Ae. mexicana* und *T. dasyliirii-folia* zeigten sich Nitiduliden darin nur 5mal in 1—16 bzw. 2mal in 1—5 Exemplaren, ein Zeichen, daß Faulstoffe in den Bromeliaceen kaum auftauchen.

Hymenopteren sind am stärksten durch Ameisen vertreten. — Die Mehrzahl von ihnen waren Dauermieter; nur große Arten (Baumbewohner) nutzten sie als Koloniegründung. Solitäre Bienen bauten ihre Gehäuse teils aus Erde, teils aus Blättern in die Hohlräume der Bromeliaceen hinein. Es konnte nur eine Art festgestellt werden: *Melipona mosquito* SMITH. — Kleine parasitische Hymenopteren, für die der zugehörnde

Wirt nicht genannt werden kann, waren sehr spärlich. — Die Zahl dürfte bei Zuchten erheblich wachsen, allein von der Parasitierung der Blattideneikokons zu schließen, die stark infiziert waren.

Lepidopteren tauchten regelmäßig besonders in *T. streptophylla* auf: die braunen Eulenraupen, die zu 2—3 Exemplaren in einer Kammer lebten, dürften als bromelicol anzusehen sein. Spannerraupen fanden sich einmal 4 Exemplare in *Ae. nudicaulis*. Den Raupen kommt als den Vorarbeitern von Ameisen erhöhte Bedeutung zu: sie erleichtern das Ansetzen von Cocciden, weil die von ihnen im Schaft verursachten Fraßwunden zur bequemen Saugstätte für Cocciden von Ameisen genutzt werden.

Die Zahl der Einwohner pro Pflanze war sehr verschieden nach Art der Pflanze (und damit auch nach Größe und Feuchtigkeitsverhältnissen), nach dem Standort (ob frei am Baum, ob im Astwinkel), nach Alter (Austrocknungszustand). — In den Terrarien der Bromeliaceen ist eine Unstetigkeit unverkennbar. Da die Mehrzahl der Einwohner nicht an die Nahrung durch die Pflanze gebunden ist, da ferner nah benachbarte Pflanzen gleiche Bedingungen liefern, zudem viele der Bewohner Fluginsekten sind und über große Beweglichkeit verfügen, so ist der Wechsel im Faunenbestand der einzelnen Pflanzen groß.

Die Bindung der Mitglieder der Faunengesellschaft zur Pflanze besteht in Nahrung und Wohnung, direkter, d. h. durch die Pflanze gegebener und indirekter Nahrung (Detritus, Pilzbestände, lebende Tiere, deren Ausscheidungen und Abfälle). Die Tiere sind Siedler, Herbergsgäste oder Wanderer, d. i. Nahrungssucher. Diese sind kaum berücksichtigt; sie können beim Ablösen der Pflanze sofort flüchten, da sie oft auf der Außenseite derselben sitzen. Den Grundstamm der eigentlichen Lebensgemeinschaften der Bromeliaceen bilden die Siedler, die ihre Entwicklung ganz oder zum Teil in der Pflanze durchlaufen: allerdings sind auch Herbergsgäste und Wanderer nicht ohne Einfluß auf die Zusammensetzung der Einwohnerschaft: Tötung von Mitgliedern, Beunruhigung und Vertreibung derselben kann ihnen zur Last gelegt werden.

Mit Rücksicht auf die Nahrung können wir die Mitglieder der Lebensgemeinschaft der Blattbäuche also folgendermaßen einteilen: 1. Tiere, die keinerlei Nahrung, nur Unterschlupf, in oder an der Pflanze suchen. Ein Teil dieser Herbergsgäste kann aber selbst zur Nahrung werden. 2. Tiere, die als Vegetarier sich von der Wohnpflanze nähren: Cryptocephalinenlarven, einige Käferarten, Lepidopterenraupen, Orthopteren, Wanzen, Cocciden. 3. Carnivore Räuber: zahlreiche Ameisen, einige Staphyliniden, Scolopender, Spinnen, Wirbeltiere. 4. Detritusfresser: Blattiden, Forficuliden, eventuell Isopoden, Chilognathen, Pseudoskorpione, Milben, Collembolen.

Der Vorteil der Kammerung für die Einwohner liegt auf der Hand: carnivore Räuber können Isolierkammern beziehen, in denen sie sogar

einzeln auf zu raubende Eindringlinge lauern können, wie etwa die Chironomidenlarve *Megarrhinus superbis* (PICADO 1913). Dagegen scheinen Odonatenlarven sich gegenseitig nicht auszuschließen, denn es fanden sich an den Kammerwänden bisweilen auch 2 Exemplare in verschiedenen Entwicklungsstadien. Höchstzahl dieser nach CALVERT seltenen bromelicolen Larven pro Pflanze 3. Aufgefunden habe ich *Mecistogaster* etwa 10mal.

Bringen wir die an Arten sehr mannigfach zusammengesetzte Faunengesellschaft der Bromeliaceen zu den Ameisen, als den Vorherrschern in den jeweiligen Wohnpflanzen in Beziehung, so läßt sich eine ähnliche Gliederung der Mitglieder der Lebensgemeinschaft rechtfertigen, wie sie von den Myrmekologen (speziell WASMANN) für die Ameisengäste herausgearbeitet ist. — Ein Teil der Bromeliaceenbewohner sind: die *Geduldeten* und zwar 1. die Übersehenen, das sind solche, die zu klein oder zu langsam in der Bewegung sind (*Microdon*), und 2. die Unangreifbaren (Cryptocephalinenlarven); die *Gepflegten*: Cocciden, Pflanzenläuse; die *Gemiedenen*: diese sind meist selbst Angreifer; die *Verfolgten*. (Diese Einteilung ist auch für die Gruppierung der Bewohner aller Myrmecophyten brauchbar.) Es wird kaum möglich sein, die aufgefundenen Tiere, soweit sie Hohlraumbewohner sind, in die eine oder andere Gruppe einzugliedern, da die Geschlossenheit des Raumes Beobachtung behindert. Eins aber ist unverkennbar: das häufige Auftreten von Ameisen in auffallenden Mengen, kurz ihr Dominieren gegenüber anderen Mitgliedern der Bromeliaceenfauna. In den von Ameisen besetzten Pflanzen strotzen die Blattwinkel von der Fülle ausgereifter ♂ und wachsender Brut, insbesondere bei mittelgroßen Arten: *Crem. brevispinosa*, *C. sumichrasti* und kleinen Arten: *Sol. picta*, *Sol. tenuis* var., *Pheidole punctatissima*, *Monomorium carbonarium ebeninum*.

Ein so starkes Dominieren der Ameisen — es zeigt sich auf allen Ameisenpflanzen — muß naturgemäß von Einfluß sein auf die sonstige Miteinwohnerschaft: sie dezimieren — soweit sie Räuber sind — ihre Wohngenossen, ziehen andererseits andere Tiere in ihren Lebensbereich, Feinde (z. B. Spechte, Schmarotzerwespen) und Freunde.

Die Ameisenforschung hat zutage gelegt, daß Ameisennester, gleichviel welcher Art, eine starke Anziehungskraft auf Insekten ausüben, und zwar weil (WHEELER 1910, S. 379) 1. the nests are usually permanent abodes inhabited for months or years by successive broods of ants; 2. these nests have at all seasons a slightly higher temperature than the surrounding soil¹ (und eine größere Feuchtigkeit! — die Verf.); 3. there is usually more or less refuse food or offal, pupal exuviae and dead ants (zum mindesten in einem Teil des Nestes — die Verf.); 4. the living larvae and pupae represent an abundant and highly nutritious food supply for any insects

¹ Bei Zusammenstellung der existenz-ökologischen Faktoren eines Ameisennestes hat WHEELER an einen Nesthaufen von *Formica*-Arten gedacht, doch lassen sich die Bedingungen auf Ameisennester in Hohlräumen übertragen.

that can elude the watchfulness of the ants; 5. the ants in protecting themselves from larger animals, necessarily protect any small organism living in their nests; 6. the philoprogenitive instincts of the ants are capable of being deceived and exploited, for these insects are so found of nursing that they are always ready to lavish their affections on any organism that resemble ant larvae.

In Anbetracht der im Untersuchungsgebiet günstigen klimatischen Bedingungen hoffte ich in den Ameisennestern auf eine große Ausbeute an Gästen. Ich durchsuchte genau mehrere Webnester von *Camp. formiciformis*, zahlreiche Nester aus Tillandsien, Cecropien, sehr viele Dornen.

Eine Zusammenstellung der aufgefundenen Ameisengäste ist noch nicht möglich, da das Material zum Teil noch der Durcharbeit harret. Ich fand in *Dornacacien*: paras. Wespen 4mal 1—2 Exemplare. — *Cecropia*: paras. Wespen (*Eurytoma*), Cocciden, Dipterenlarven. — *Bromeliaceen*: Milben (besonders Uropodiden), Collembolen, Cocciden, Microdon (u. a. *M. superbus*), paras. Wespen, Histeriden, Pselaphiden (in *T. streptophylla* nur 5mal 1—4), dagegen scheinen unter den Staphyliniden keine Ameisengäste zu sein. Ob die Pseudoskorpione als Ameisengäste zu bezeichnen sind, ist fraglich. — *Schomburgkia*: keine Ameisengäste.

Es zeigte sich das überraschende Ergebnis, daß die Zahl der Gäste an sich in den pflanzlichen Hohlräumen so gering war, daß man von einem Mangel an Gästen sprechen muß. Dieser scheint mir bedingt 1. durch die Untersuchungszeit (letzter Abschnitt einer Dürreperiode), 2. durch die Raummengigkeit (?) infolge der dichtgedrängten Brut besonders bei *Creमतogater* und *Solenopsis*, 3. durch den Mangel an Unterschlupfen innerhalb des Nestes.

Schlußwort.

Ein Rückblick auf vorliegende Aufzeichnungen läßt erkennen, daß die Hohlräume der Myrmecophyten der Sammelpunkt tierischer Assoziationen sind, deren Mitglieder zur Pflanze oder zueinander in mehr oder minder fester Beziehung stehen. Da die Hohlräume der eingangs geschilderten Pflanze eine bestimmte ökologisch-biologische Struktur und eine dadurch bedingte innere Physiognomie haben, so lassen sich, so möchte man meinen, Gesetzmäßigkeiten in der Besetzung erwarten, zumal die Mehrzahl der untersuchten Pflanzen, Serien der Acacien, Cecropien, Epiphyten den gleichen Landschaftsbezirken entstammen und als Mitglieder einer großen Pflanzen-Assoziation unter gewissen gleichartigen Bedingungen lebten, unter den Einwirkungen eines gleichartigen Großklimas standen.

Trotz dieser gleichartigen äußeren Bedingungen sind die inneren Bedingungen sicherlich sehr verschiedenartig. Wir wissen nichts von dem Kleinklima in diesen pflanzlichen Hohlräumen, wissen nichts über den Grad der in ihnen bestehenden Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnisse, nehmen gleichschwebende Temperatur und Feuchte auf Grund von Analogieschlüssen an, aber wir erkennen, daß eine Gesetzmäßigkeit,

etwa in der immer wiederkehrenden, auf die betreffenden Hohlräume abgestimmten Einwohnerschaft nur da auftritt, wo eine Anpassung an die Pflanze als Nahrungslieferant erfolgt ist, wie z. B. bei gewissen, an Cecropien oder Dornacacien gebundenen Ameisenarten, bei bromelicolen Insekten usw. Wir dürfen auch aus anderen Gründen keine feste Gesetzmäßigkeit erwarten. Nach PALMGREN (1930) [nach KROGERUS 1932] haben alle Tiergesellschaften den Charakter einer offenen Gruppierung, die Konkurrenz hat daher nur in geringem Grade den Charakter eines „Kampfes um den Raum“, sondern in erster Linie „den Charakter einer Konkurrenz um die Nahrung“. Demnach ist (KROGERUS 1932, S. 10) in den Tiergesellschaften nicht mit derselben festen Gesetzmäßigkeit wie in Pflanzengesellschaften zu rechnen, einmal schon deswegen, weil bei den Pflanzen der Zusammenhang mit dem Standort viel unmittelbarer ist als beim Tier, das durch seine Beweglichkeit (Flugfähigkeit bei vielen) leicht zum Standortswechsel verführt wird. Artendichte und Wohndichte (HESSE 1924) sind daher auch in pflanzlichen Hohlräumen und in Pflanzen, denen sie zugehören, in ständigem Fließen.

Jedwede Art von Störung löst (RIGUANA 1920 nach WHEELER) ein entsprechendes Bemühen aus, die Störung zu beseitigen, d. h. die Störung bedingt Abwehr derselben oder Ausweichen. Es werden also innerhalb der Hohlräume wie auch auf den Pflanzen, denen sie zugehören, die heftigsten Kämpfe zum Austrag kommen, oder Auswanderungen und Umzüge müssen erfolgen.

In der Reihe der der Lebensgemeinschaft eines Milieus zugehörigen Individuen pflegen immer die einen oder anderen Arten an Zahl vorzuherrschen und dies um so stärker und auffälliger, je einförmiger der Lebensraum ist (THIENEMANN 1918). Die Gründe für solche Dominanz liegen im Lebensraum und im Grad der Spezialisierung (z. B. Einstellung auf bestimmte, durch die Wohnpflanze gelieferte Nahrung) der einzelnen Angehörigen der Organismengesellschaft begründet. Im vielseitig oder reich ausgestatteten Existenzbereich (z. B. Bromeliaceen) haben nach dem Gesetz von VESTAL (1914, S. 440 nach KROGERUS 1930) die mittelmäßig spezialisierten Arten zahlenmäßig das Übergewicht über die auffällig oder wenig spezialisierten Arten. Dornacacien, Cecropien bieten, da sie Nahrung liefern, einen Lebensraum mit verschärften ökologischen Verhältnissen, daher sind auf diesen Pflanzen die stärker spezialisierten Formen die dominierendsten (KROGERUS 1930, S. 219).

Bauart und Einrichtung des Hohlraumes bestimmen die besonderen Beziehungen der verschiedenen Insekten zur Wohnpflanze. Daß die Ameisen als soziale Insekten unter den Hohlraumbewohnern von Pflanzen an erster Stelle stehen, liegt im Vorteil der Höhlung, die für Jahre einen stetig feuchten, stetig warmen Raum liefert, der für die Brutpflege notwendig ist; es fällt also für die Ameisen die Notwendigkeit zur Schaffung dieser Bedingungen.

Da nun jede Ameisenkolonie, obgleich eine jede ihre individuellen Besonderheiten in Zusammensetzung und Lebensäußerungen aufweist, ein Organismus ist (WHEELER 1911, S. 308), ist sie meist ohne Geschlossenheit: „forever changing and never completed.“ Ihre Arbeit, ihre gesamte Tätigkeit erschöpft sich in der Beschaffung von Nahrung, in der Aufzucht der Nachkommenschaft und der Durchführung von Schutzmaßnahmen für diese.

Die zur Besprechung herangezogenen Ameisenpflanzen sind von Ameisen ausgenutzt in ein- bis mehrfacher Hinsicht, können aber selbst ihren eigenen Aufbau ihren anatomisch-morphologischen Besonderheiten entsprechend vollenden ohne jegliche Beeinflussung von seiten der Ameisen, sogar in Abwesenheit derselben. — Es erweist sich immer deutlicher, daß die Stellung der Pflanze in der Beziehung Pflanze-Ameise rein passiver Natur ist (FIEBRIG 1909). Nicht die Pflanzen passen sich den Ameisen an, sondern diese den Pflanzen, indem sie ihnen erreichbare natürliche pflanzliche Hohlräume durch mehr oder minder starke Eingriffe als Nistplatz erobern und ausnutzen, und dies um so häufiger, je ungestörter sie darin verweilen können und je rascher sie daselbst zur Herbeischaffung ihrer Nahrung kommen.

Literaturverzeichnis.

Mit Rücksicht auf die Raumersparnis sind nachfolgend nur diejenigen Arbeiten genannt, die weder in **Bequaert** 1922, noch in **Paoli** 1930 erwähnt sind.

Bailey, J. W.: The anatomy of certain plants from the Belgian Congo with spec. reference to Myrmecophytism. Bull. amer. Mus. Natur. Hist. **45**, 585—622 (1922). — Notes on Neotropical Ant-Plants, I. *Cecropia angulata* sp. n. Bot. Gaz. **74**, 369—391 (1922). — Notes on Neotropical Ant-Plants. II. *Tachigalia paniculata* Aubl. Bot. Gaz. **75**, 25—42 (1923). — Notes on Neotropical Ant-Plants. III. *Cordia nodosa* Lam. Bot. Gaz. **77**, 32—49 (1924). — **Bequaert, J. C.:** Ants in their diverse Relations to the Plant World. Bull. amer. Mus. Natur. Hist. **45**, 333—583 (1922). — The predaceous enemies of ants. Bull. amer. Mus. Natur. Hist. **45**, 271 bis 332 (1922). — Are ants better protected against the attacks of their predaceous enemies than other arthropods? Zool. Anz. **88**, 163—176 (1930). — **Beier, W.:** Pseudoskorpione aus Mexiko. Zool. Anz. **104**, 91—101 (1933). — **Blochwitz, A.:** Ameisenkörperchen, Perlblasen usw. Bot. Zbl. **46**, Beih. (1929). — **Dannecker, E.:** Über Bau und Entwicklung hohler ameisenbewohnter Orchideenknollen nebst Beitrag zur Anatomie der Orchideen. Diss. 1898. — **Docters v. Leuwen, W.:** Ameisen-Epiphyten aus Java. Ber. Dtsch. bot. Ges. **47** (1929). — Zusammenleben von *Camp. quadricaps* mit dem Ameisenbaum *Endospermum*, De Treubia, Bd. 10. (1929). — **Eidmann, H.:** Die Ameisenfauna der Balearen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **6**, 694—772 (1926). — **Emden, Fr. van:** Die Larven von *Discoloma cassidum* Reitt. (Col.) und *Skwarraia paradoxa* Lac. (Col. Chrysom.). Zool. Anz. **101**, 1—17 (1932). — **Forel, A.:** Fourmis mexicaines récoltées par M. le prof. W. M. Wheeler à propos de la classification des Fourmis. Ann. Soc. entomol. Belg. **45**, 123—141 (1901). — Le Monde social des Fourmis. Genf 1922. — **Friederichs, K.:** Gedanken zur Biocönologie, insbesondere über die soziale Frage im Tierreich. Sitzgsber. Abh. naturforsch. Ges. Rostock, III. F. **2**, 1—11 (1927/28). — Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie, Bd. 1, ökol. Teil. Berlin 1930. — **Handschin, E.:** Die Succession der Tierverbände als

Grundlage ökologischer und zoogeographischer Forschung. Schweiz. entomol. Anz. 1923, 1—4. — **Harms, H.:** Bromeliaceae in „Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere der Nutzpflanzen, 2. Aufl., Bd. 15a, S. 65—159. 1930. — **Hesse, R.:** Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena 1924. — **Krogerus, R.:** Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Tribsandgebiete an den Küsten Finnlands. Acta zool. fenn. 12, 308 (1932). — **Liebke, M.:** Laufkäfer-Studien, X. Entomol. Anz. 1932, 147—195. — **Luederwaldt, H.:** Observações biológicas sobre Formigas brasileiras. Rev. Mus. Paulista 14, 187—304 (1926). — **Mann, W. M.:** Parabiose in Brazilian ants. Psyche (Lond.) 19, 36—41 (1912). — **Mez, C.:** Bromeliaceae. Paris 1896. — **Miehe, H.:** Ameisenpflanzen, Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Aufl., Bd. 1, S. 221 bis 230. Jena 1931. — **Moewes, F.:** Die Cisternen der Bromeliaceen. Naturwiss. 2, 436—439 (1914). — **Norton, E.:** Description of Mex. Ants noticed. Amer. Naturalist, April 1868, Proc. Essec. Inst. — **Paoli, G.:** Strane Abitazioni di una Formica su Acacie della Samolia. Riv. Col. Ital. 3, 1—14 (1929). — Contributo allo Studio dei Rapporti fra la Acacie e le Formiche. Mem. Soc. entomol. ital. 9, 195 (1930). — **Priesner, H.:** Neue exotische Thysanopteren, Stylops. J. Tax. Entomol. 2, 145—156 (1933). — **Purpus, A.:** *Schomburgkia tibicinis* Batem., eine hochinteressante Ameisenorchidee. Möllers Dtsch. Gärtnerztg 1912, 40, 470—472. — **Purpus, C. A.:** Meine botanische Sammel- und Forschungsreise in Mexiko vom Frühjahr bis Herbst 1912. Möllers Dtsch. Gärtnerztg 1914/15, 7, 25, 30, 45, 50, 51. — **Reichwein, A.:** Mexiko erwacht. Leipzig 1930. — **Roepke, W.:** Über einen merkwürdigen Fall von „Myrmekophilie“ bei einer Ameise (*Cladomyrma* sp. ?) auf Sumatra. Micr. Sumatrana Bd. 45, S. 1—3. 1930. — **Roewer, F.:** Drei neue Cosmetiden (Opilioniden) aus Mexiko. Zool. Anz. 95, 247—250 (1931). — Araneen aus mexikanischen Ameisenpflanzen. Zool. Anz. 102, 183—188 (1933). — **Sartorius, C.:** Mexiko und die Mexikaner. Darmstadt 1852. — **Sellnick, M.:** Mexikanische Milben. Manuscript im Druck. — **Skwarra, E.:** Ameisen und Ameisenpflanzen im Staate Veracruz. 4. Wanderslg dtsch. Entomol. Kiel 1930, S. 160—170. — Ökologische Studien über Ameisen und Ameisenpflanzen in Mexiko. Königsberg 1934. — **Snethlage, E. H.:** Neue Arten der Gattung *Cecropia* nebst Beiträgen ihrer Synonymik. Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem 8, 357—369 (1923). — **Standley, B. C.:** Trees and Shrubs of Mexico. Washington 1920/26. — **Thienemann, A.:** Lebensraum und Lebensgemeinschaft. Naturwiss. Wschr. N. F. 17 (1918). — Aus der Heimat. Naturwiss. Mschr. 41 (1928). — Biologische Forschungsreisen und das System der Biologie. Zool. Anz. 73, 245—253 (1927). — **Wheeler, W. M.:** Microdon-Larve in *Pseudomyrma*-Nests. Psyche (Boston) 9, 222—224 (1901). — Pseudoscorpione in ant nests. Psyche (Boston) 18, 166—168 (1911). — Three new ants from Mexico and Central America. Psyche (Boston) 18, 203—208 (1901). — A Study of some ant larvae, with a consideration of the origin and meaning of the social habit among insects. Proc. amer. philos. Soc. 57, 293—343 (1918). — A Study of some social beetles in Br. Guiana and their relations to the ant-plant *Tachigalia* etc. Zoologica 3 (1921). — Social Life among the Insects. London 1922. — Two interesting neotr. Myrmecophytes (*Cordia nodosa* and *C. alliodora*). 4. internat. Congr. Entomol., S. 342—353. 1928. — Neotropical ants of the genus *Xenomyrmex* Forel. Rev. Entomol. 1, 129—139 (1931). — The ant. *Camp. (Myrm.) sericeiventris* Guér. and its mimic. Psyche (Boston) 38, 86 bis 98 (1931). — New and little known ants of the Genera *Macromischia*, *Croesomyrmex* and *Antillaemyrmex*. Bull. Mus. comp. Zool. 72, 1—34 (1931). — Neotropical ants collected by Dr. Elisabeth Skwarra and others. Bull. Mus. comp. Zool. 1934 (im Druck). — **Wheeler, W. M. and I. C. Bequaert:** Amazonian Myrmecophytes and their ants. Zool. Anz. 1929, 10—39 (Wasmann-Festband). — **Wheeler, W. M. and P. I. Darlington jr.:** Ant-tree notes from Rio Frio, Columbia. Psyche (Boston) 37, 107—117 (1930). — **Wheeler, W. M. and W. M. Mann u. a.:** Some *Cordia* and *Triplaris* insects. Psyche (Lond.) 35, 167—172 (1928).

ZUR FRAGE DER MORPHOLOGISCHEN BEZIEHUNGEN ZWISCHEN SEHORGANEN UND DRÜSEN.

Von

M. NOWIKOFF, Prag.

(Eingegangen am 1. November 1934.)

Im Laufe meines Studiums der Parietalorgane¹ habe ich öfters Gelegenheit gehabt, über die gegenseitigen Beziehungen der Sehorgane und der Drüsen im Laufe ihrer Entwicklung nachzudenken. Die Parietalorgane entwickeln sich nämlich, wie bekannt, teils zu Augen, teils zu drüsigen Gebilden. Und zwar so, daß bei den Prosauriern und den Sauriern das vordere Organ zum Parietalauge, das hintere zur Epiphysendrüse wird, bei Cyclostomen umgekehrt, das hintere zu einem typischen Sehorgan (Pinealorgan) und das vordere zu einem ebenfalls blasenaugenähnlich aussehenden Gebilde, in welchem jedoch die Bestandteile eines Sehorgans nicht typisch ausgebildet werden, so daß man ihm eher eine sekretorische Funktion zuschreiben darf. In den meisten anderen Tierabteilungen entwickelt sich nur ein Parietalorgan, welches vorwiegend die Rolle einer inkretorischen Drüse (Epiphyse) spielt, obgleich im embryonalen Zustande nicht selten auch eine Anlage des Parietalauges zu beobachten ist.

In der Retina des Parietalauges von Sauriern unterscheidet man drei Arten der Zellen: Seh-, Ganglien- und Pigmentzellen. Diesen letzteren, ebenso wie den Pellucidazellen, kann auch die Ausscheidung eines Sekretes zur Bildung des Glaskörpers zugeschrieben werden. In der Wand der Epiphyse beobachtet man nur zwei Zellarten, nämlich die Sinneszellen und die den Pigmentzellen des Parietalauges entsprechenden Zwischenzellen, welche zuweilen auch eine geringe Menge Pigment enthalten. Der Unterschied zwischen den beiden Parietalorganen besteht also erstens im Fehlen der Ganglienzellen in der Epiphyse und zweitens darin, daß im Parietalauge die Sinneszellen, in der Epiphyse die sekretorisch wirkenden Zwischenzellen funktionell dominieren.

Die Retina des Parietalauges (Pinealorganes) von Petromyzonten ist insoweit komplizierter gebaut, als man hier neben den drei obenerwähnten

¹ NOWIKOFF, M.: Über das Parietalaug von *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis*. Biol. Zbl. 27 (1907). — Untersuchungen über den Bau, die Entwicklung und die Bedeutung des Parietalauges von Sauriern. Z. Zool. 96 (1910). — Zur Frage über die Paarigkeit der Epiphyse und des Parietalauges der Saurier. Biol. Z. Moskau 1 (1910). — Les analogies dans la structure des yeux chez les animaux cordés et acordés. Bull. internat. Acad. Sc. Bohème 1932. — Über die morphologische Bedeutung der Sehorgane von Chordaten. Biol. Zbl. 52 (1932). — Über den Bau und die physiologische Bedeutung der Parietalorgane. Biol. gen. 1935.

Zellarten noch die sog. Basalzellen findet, welche zum Teil an der äußeren Fläche der Blasenwand, zum Teil zwischen den Seh- und Pigmentzellen gelegen sind. Diese Zellen betrachte ich ebenso wie die Pigmentzellen als eine Modifikation der Stützzellen. Ihre Funktion scheint eine ausschließlich sekretorische zu sein, so daß man dem Pinealorgane neben seiner Hauptrolle als Auge eine Nebenrolle als Drüse zuschreiben darf. Im Parapinealorgane der Petromyzonten, welches ebenfalls die Gestalt eines Blasenauges besitzt, beschreibt STUDNIČKA¹ neben den Sinnes- und Pigmentzellen auch Ganglienzellen. Die spätere Untersuchung TRETJAKOFFS² zeigt jedoch, daß hier keine Ganglienzellen vorhanden sind und daß die Blasenwand, in welcher man keine Retina- und Pellucidapartien unterscheiden kann, aus Sinnes-, Pigment- und Basalzellen aufgebaut wird. Da manche Sinneszellen mit den für das Pinealorgan charakteristischen, obgleich einfacher gebauten Endstücken (Sehstäbchen) versehen sind, darf man dem Parapinealorgane eine gewisse photorezeptorische Rolle nicht absprechen. Doch hat TRETJAKOFF wohl recht, wenn er behauptet, daß dieses Organ hauptsächlich als eine Drüse mit innerer Sekretion tätig ist.

Man sieht aus dem Vorangehenden, daß die Schlüsse in bezug auf die physiologische Bedeutung verschiedener Parietalorgane hauptsächlich aus dem histologischen Bau derselben gezogen werden. Die experimentellen Angaben darüber sind ziemlich mangelhaft. Im Jahre 1907 habe ich nachgewiesen, daß die Retina der Parietalaugen von *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis* auf die Beleuchtung in der Weise reagiert, daß das Pigment, welches in den Dunkelaugen in den mittleren Partien der Pigmentzellen zerstreut ist, sich infolge einer starken Beleuchtung distalwärts verschiebt und so die distalen Enden der Sehzellen schützt.

Ein zweiter Versuch wurde von K. v. FRISCH³ mit der Pfrille (*Phoxinus laevis*) durchgeführt und hat gezeigt, daß im Gehirn dieses Fisches ein Zentrum für die Pigmentkontraktion sich befindet. „Die Erregung dieses Zentrums hat Pigmentballung, seine Zerstörung hingegen die Erschlaffung (Expansion) der Pigmentzellen am ganzen Fischkörper zur unmittelbaren Folge.“ Die Annahme jedoch, „daß die Pfrille ein funktionierendes Pinealorgan besitzt, welches Licht perzipiert und mit dem pigmentomotorischen Apparat zu dem beschriebenen Reflex verbunden ist, stößt auf die Schwierigkeit, daß die vollständige Exstirpation des Pinealorgans nicht die vollständige Vernichtung der Reaktion auf Licht nach sich zieht“. Daher vermutet v. FRISCH, „daß in der epi-

¹ STUDNIČKA, F. K.: Die Parietalorgane. OPPELS Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. Jena 1905.

² TRETJAKOFF, D.: Die Retinalorgane von *Petromyzon fluviatilis*. Z. Zool. 113 (1915).

³ FRISCH, K. v.: Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Pflügers Arch. 138 (1911).

thelialen Auskleidung des Zwischenhirnventrikels die Sinneszellen zu suchen sind, die durch Licht erregt werden; es mag sein, daß sie in der Ausstülpung des Zwischenhirnventrikels, welches das Pinealorgan darstellt, besonders dicht liegen, und daß sie hier mit den konstanten ‚Sinneszellen‘ und die zu ihnen gehörigen Nervenfasern mit dem ‚Tractus pinealis‘ identisch sind“.

Alle diese histologischen und experimentellen Angaben veranlassen mich zur Annahme, daß die zuerst neutralen Ependymzellen im Laufe der Embryonalentwicklung sich verschiedenen Funktionen anpassen. Einige davon werden sezernierend, die anderen lichtperzipierend. Diese und jene können in der Gehirnwand verbleiben. Eine besonders hohe Entwicklungsstufe erreichen sie aber, wenn sie in spezifische Ausstülpungen der Gehirnwand (Parietalaugue und Epiphyse) gelangen. Eine nahe Verwandtschaft der Sinnes- und der sekretorischen Zellen, ebenso wie der beiden Parietalorgane miteinander findet außerdem Bestätigung in der Art der Entwicklung und im Modus der Innervierung der Organe.

Die Entwicklung der Parietalorgane beginnt damit, daß an der Gehirnwand zwei hintereinander gelegene Anschwellungen sich bilden, welche sich nachher in zwei Gehirnwandausstülpungen umwandeln. Diese Tatsache, wenn man dazu noch die weitgehende Ähnlichkeit des histologischen Baues der beiden Organe berücksichtigt, legt den Gedanken nahe, daß man es hier mit zwei seriell homologen Gebilden zu tun hat. Diese Vermutung ließ sich früher durch die Beobachtung bekräftigen, daß die Nervenfasern des vorderen Parietalorgans in die Commissura habenularis, diejenigen des hinteren Parietalorgans in die dahintergelegene Commissura posterior eintreten sollen. Nachher sind aber mehrere Tatsachen gesammelt worden, welche dafür sprechen, daß das Parietalaugue und die Epiphyse paarige Organe darstellen¹. In der neueren Zeit hat STUDNIČKA, welcher in seinen älteren Arbeiten den Gedanken vertreten hatte, daß die Parietalorgane vom Anfang an unpaare Gebilde sind, diese Auffassung verlassen und ist zur Überzeugung gelangt, „daß es ursprünglich paarige Gebilde sind“². Andererseits hat V. BOVERI meine frühere Beobachtung bestätigt, daß nämlich der aus der Epiphyse heraustretende Pinealnerv nicht nur mit der Commissura posterior, sondern auch mit der Commissura habenularis in Verbindung steht³. Für *Petromyzon fluviatilis*, dessen Nervus pinealis nur in die Commissura posterior eintritt, hat weiter HOLMGREN⁴ nachgewiesen, daß sein Nervus parapinealis, dessen Fasern sich im Gehirn sehr kompliziert verteilen, nicht

¹ Siehe darüber meine obenangeführten Abhandlungen aus dem Jahre 1910.

² STUDNIČKA, F. K.: Das Schema der Wirbeltieraugen. Zool. Jb., Anat. 40 (1917).

³ BOVERI, V.: Untersuchungen über das Parietalaugue der Reptilien. Acta zool. (Stockh.) 6 (1925).

⁴ HOLMGREN, N.: Zur Innervation der Parietalorgane von *Petromyzon fluviatilis*. Zool. Anz. 50 (1919).

nur mit der Commissura habenularis, sondern auch mit der Commissura posterior verbunden wird.

Diese obgleich noch vereinzelter Beobachtungen scheinen dafür zu sprechen, daß die beiden Parietalorgane zu einem Paare gehören, welches seinerseits den viel komplizierter gebauten doppelwandigen Lateral- augen seriell homolog wäre. Die morphologische Beziehung zwischen den photorezeptorischen und den sekretorischen Gebilden geht also so weit, daß ein Organ einer paarigen Anlage zum Auge, das andere zur Drüse wird.

Eine weitere klare Bestätigung unseres Gedankens tritt beim Studium der Sehorgane von Wirbellosen hervor. Einige Beispiele der sekretorischen Tätigkeit der Augenzellen habe ich in meiner Zusammenstellung der Formen der Sehorgane angeführt¹. Diese Tätigkeit wird sowohl von einzelnen Zellen als auch von der ganzen Augenretina entwickelt. Die Sehzellen als solche scheiden nicht selten kutikuläre Säume aus, welche ihre distalen Partien umhüllen und so eine Art Spiegel darstellen, welcher die Wirkung der in die Sehzelle eingetretenen Lichtstrahlen intensiviert. Solche Kutikulargebilde trifft man nicht nur in den Medianaugen von Crustaceen und in den Insektenocellen, sondern auch bei Chaetognathen und Salpen. Eine ähnliche dioptrische Funktion erfüllen die ebenfalls von den Sehzellen ausgeschiedenen kutikulären Rhabdome der Facettenaugen². Als andere lichtbrechende Gebilde funktionieren wohl die in manchen Tierabteilungen vorhandenen Phaosome, die ebenfalls vom Protoplasma der Sehzellen sezerniert werden und im Inneren derselben eine Art von intrazellulären Linsen darstellen.

Die sekretorische Tätigkeit der einzelnen Stützzellen der Retina äußert sich in der Bildung des Pigmentes, welche Funktion übrigens auch einigen Sehzellen zugehört.

Eine besonders auffallende Anpassung zur sekretorischen Tätigkeit erfährt eine Retinazelle im Auge von *Vanadis formosa* und einiger anderen verwandten Formen. Diese riesenhaft gewucherte Zelle scheidet einen Teil des Glaskörpers aus, welcher, wie man glaubt, auch bei der Akkommodation des Auges eine Rolle spielt.

In den meisten Becher- und Blasenaugen wird jedoch sowohl der Glaskörper als auch die Linse von der ganzen Augenwand gebildet, wobei es gewöhnlich schwer ist zu entscheiden, ob die Ausscheidung dieser Gebilde von Sehzellen, von Stützzellen oder von beiden zusammen durchgeführt wird.

¹ NOWIKOFF, M.: Das Prinzip der Analogie und die vergleichende Anatomie. Jena 1930.

² NOWIKOFF, M.: Untersuchungen über die Komplexaugen von Lepidopteren nebst einigen Bemerkungen über die Rhabdome der Anthropoden im allgemeinen. Z. Zool. 138 (1931).

In den Ommatidien der Facettenaugen werden außer den Linsen, Rhabdomen und Phaosomen noch Kristallkegel sezerniert.

Eine besondere Besprechung verdienen die sich mit den Medianaugen der Crustaceen in engster Verbindung befindenden Frontalorgane. Bei Branchiopoden unterscheidet man z. B. zwei Arten solcher Organe: paarige dorsale und ein median gelegenes, ventrales Frontalorgan. Diese Organe stellen eigentlich nichts anderes dar als die vom Zentrum entfernten Partien des Medianauges. Die dem letzteren näher liegenden Zellgruppen der Frontalorgane besitzen noch das Kennzeichen des Sehorgans: zwischen den Zellen beobachtet man hier die oben erwähnten Kutikularsäume. In den mehr distal angeordneten Zellgruppen verschwindet schon dieses Merkmal und die Zellen nehmen eine andere, an die Sehzellen nicht mehr erinnernde Gestalt an. In einigen Frontalorganen beobachtet man hier zwischen den länglichen epithelartigen Zellen noch besondere, stark aufgeblasene, zuweilen mit umfangreichen Vakuolen versehene Zellen. Schon in meinem älteren, diesen Gebilden gewidmeten Aufsatz¹ habe ich von solchen, bei *Branchipus (Tanyrastix) stagnalis* vorkommenden Riesenzellen geschrieben, daß sie „keine direkte Bedeutung für die Sinneswahrnehmung haben“.

Eine Reihe von interessanten diesbezüglichen Angaben hat in der neuesten Zeit HANSTRÖM² veröffentlicht. Er hat nämlich im Augentiele einiger Stomatopoden und Decapoden ein eigentümliches Organ entdeckt, welches er als Organ X bezeichnet. Das Organ liegt in der Nervenmasse des Augentiels und erscheint „als ein integrierender Teil der allgemeinen Ganglienzellschicht“ dieser Masse. In den Zellen des Organs, welche wohl als umgebildete Ganglienzellen zu deuten sind, beobachtet man zahlreiche Sekrettröpfchen verschiedener Größe.

HANSTRÖM faßt das Organ als ein unter den Wirbellosen recht seltsames Gebilde auf, nämlich als eine inkretorische Drüse und meint, daß seine Entdeckung der Erwartung KOLLERS entgegenkommt, welcher nach seinen experimentellen Untersuchungen über den Farbwechsel der Crustaceen zum Schluß gekommen ist, daß bei diesen Tieren inkretorische Organe angenommen werden müssen, „die auf den von den Sehelementen aufgenommenen und wahrscheinlich über das Zentralnervensystem auf nervösem Wege zugeleiteten Reiz hin spezifische Stoffe (Hormone) absondern. Diese gelangen auf dem Blutwege zu den Chromatophoren

¹ NOWIKOFF, M.: Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. Z. Zool. 79 (1905).

² HANSTRÖM, B.: Neue Untersuchungen über Sinnesorgane und Nervensystem der Crustaceen. II. Zool. Jb., Anat. 56 (1933). — Neue Untersuchungen über Sinnesorgane und Nervensystem der Crustaceen. III. Zool. Jb., Anat. 58 (1934). — Neue Untersuchungen über Sinnesorgane und Nervensystem der Crustaceen. IV. Ark. Zool. (schwed.) 26 A (1934). — Über das Organ X, eine inkretorische Gehirndrüse der Crustaceen. Psychiatr. Bl. (holl.) 1934.

und lösen dort die Pigmentbewegungen aus“¹. Mit diesem Organ X vergleicht HANSTRÖM das mediale Frontalorgan, welchem er ebenfalls eine inkretorische Funktion vermutungsweise zuschreibt.

Die sämtlichen obenangeführten, obgleich zum Teil hypothetischen Angaben entfalten doch vor unseren Augen ein harmonisches Bild einer nahen Beziehung zwischen den Drüsen- und den Nerven- (speziell Augen-) Elementen. Die Beziehung äußert sich in erster Linie in dem Funktionswechsel, wobei die Nervenelemente entweder die Fähigkeit der Sekretion als eine Nebenfunktion erwerben oder sich zu Drüsenzellen total umwandeln.

Es sei dazu als eine nebensächliche Bemerkung hinzugefügt, daß auch in der Formbildung der mehrzelligen Drüsen und der Augen gemeinsame Züge hervortreten. In meiner oben zitierten Abhandlung über das Prinzip der Analogie und die vergleichende Anatomie habe ich auseinandergesetzt, daß die flache Augenanlage auf zweierlei Wegen seine Schfläche vergrößern, d. h. einen komplizierteren Bau erwerben kann: 1. Durch eine Einstülpung, welcher Prozeß zur Bildung eines sackförmigen und weiter eines blasenartigen Auges führt, und 2. durch eine Ausstülpung der Augenfläche, wodurch ein Komplexauge entsteht. Etwas ganz Analoges liest man im Aufsätze HOFFMANNs über die Drüsen². Eine Erhöhung der Leistung eines flachen Drüsenfeldes geschieht in der Weise, daß entweder „die Oberfläche des sezernierenden Körperteils durch Erhebung über das Niveau der benachbarten Fläche“ sich vergrößert oder sie sich unter ihr Niveau senkt. Letzterer Fall ist (ebenso wie bei den Augen) „der weitaus häufigere“.

Unter anderen Sinnesorganen sind hier die statischen oder Hörorgane anzuführen, deren Stato- bzw. Otolithen von den Zellen der Sinnesgrubenwand sezerniert werden.

Zum Schluß möchte ich noch der Gebilde gedenken, welche eine gewisse Übergangsform zwischen den Drüsen und den Sinnesorganen darstellen. Es sind dies die sog. Drüsen mit geformten Sekreten. Von den einfachen Drüsenzellen, in deren Protoplasma geformte, aber noch schleimige Pseudorhabditen liegen, anfangend, kann man eine ganze Reihe von Übergangsstufen mit steigender Komplizierung (Rhabditenzellen, Sagittocystenzellen) bis zu den hochentwickelten Nematocyten konstruieren. In der Nesselkapsel der letzteren unterscheidet man eigentlich zwei Arten der Sekrete: geformte Sekrete in der Gestalt von Explosionsfäden mit ihren Anhängen nebst dem Lassofaden und die ungeformte, d. h. die Flüssigkeit, welche die Kapselhöhle ausfüllt. Andererseits sind aber die Nematocyten mit einer reizaufnehmenden Organelle

¹ Es ist von Interesse, diese Angabe mit den Resultaten der oben zitierten Versuche v. FRISCHs zusammenzustellen.

² HOFFMANN, R. W.: Drüsen. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 2. Jena 1912.

(Cnidocil) versehen, welche ihnen, obgleich sie offenbar in keiner Verbindung mit dem Nervensystem stehen, doch den Charakter von Sinneszellen verleiht¹. Man kann also diese Nematocyten als Zellen auffassen, welche im Organismus eine weitgehende Autonomie erworben haben und die Eigenschaften der Drüsen- und der Sinneszellen in sich vereinigen.

In bezug auf die systematische Stellung der Drüsen in der Reihe der tierischen Gewebe möchte ich folgendes bemerken. Wenn man die Gewebe in passive (Epithelien, Bindegewebe) und in aktive (Muskel- und Nervengewebe) einteilt, so muß man die aus dem Epithelgewebe sich bildenden und mit demselben oft zusammenhängenden Drüsen doch der zweiten Kategorie zurechnen. Das ektodermale Epithel gibt also den zwei aktiven Geweben — dem Nerven- und dem Drüsengewebe — Ursprung. Die Identität der Sinnes- und der Drüsenzellen offenbart sich auf diese Weise nicht nur in morphologischer, sondern auch in genetischer Hinsicht.

Man kann aber außerdem auch gewisse physiologische Verbindungs-züge zwischen den beiden uns hier interessierenden Gebilden notieren. Man weiß nämlich heutzutage, daß die Regulation der Lebensprozesse im Organismus von der Tätigkeit sowohl des Nervensystems als auch der endokrinen Drüsen mit den von denselben sezernierten Hormonen abhängt. Auch in dieser Hinsicht müssen also die Sinnesorgane und die Drüsen nebeneinandergestellt werden.

¹ Anmerkung der Schriftleitung: Es ist sehr zweifelhaft, daß das Cnidocil ein Sinnesstift ist. Vgl. P. SCHULZE: Der Bau und die Entladung der Penetranten von *Hydra attenuata* PALLAS. Arch. f. Zellforsch. 16 (1922).

Anmerkung des Verfassers bei der Korrektur: Zur vorstehenden Anmerkung der Schriftleitung möchte ich hinzufügen, daß meine Auffassung der explosionsfähigen Zellen als einer Art reizaufnehmender Elemente auch beim Anerkennen einer rein mechanischen Funktion des Cnidocils wohl annehmbar bleibe, besonders wenn man die Explosionsfähigkeit der weniger differenzierten Zellen und die Wirkung der chemischen Reize auf solche Zellen berücksichtigt.

Aufnahmebedingungen.

I. Sachliche Anforderungen.

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.
2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen.

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.
2. Die Arbeiten müssen *kurz* und in gutem Deutsch geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargestellt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen“, Handbüchern) herzustellen.
3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.
4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.
5. Von jeder Versuchsart bzw. jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur ein Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden¹.
6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschrift erübrigt nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur ein gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in seltenen Ausnahmefällen Aufnahme finden, auch wenn sie wichtig sind. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.
7. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.
8. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen zwecks Erweckung des Anscheins größerer Kürze ist unzulässig.
9. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.
10. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt und geleitet oder wer die Mittel dazu gegeben hat. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

¹ Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

Ergebnisse der Physiologie und experimentellen Pharmakologie

Begründet von

L. Asher und **K. Spiro**

Herausgegeben von

L. Asher
Bern

A. Butenandt
Danzig

O. Kraye
Berlin (z. Zt. Beirut)

H. Rein
Göttingen

Soeben erschienen:

Sechsendreißigster Band

Mit 85 Abbildungen. III, 442 Seiten. 1934. RM 48.—

Inhaltsverzeichnis:

Oskar Zoth †. Von Professor Dr. L. Löhner.

Pietro Albertoni †. Von Professor Dr. L. M. Patrizi.

Die physiologischen Eigenschaften der Eigenreflexe. Von Professor Dr. P. Hoffmann.

Die Muskeleiweißkörper und der Feinbau des Skelettmuskels. Von Professor Dr. H. H. Weber.

Neuere Untersuchungen über den Nervenaktionsstrom. Von Dr. H. Schaefer.

Neuere Ergebnisse über Mechanik und propriozeptive Steuerung der Atmungsbewegung. Von Professor Dr. A. Fleisch.

Die Oberflächenbestimmung verschiedener Tiergattungen. Von Professor Dr. F. G. Benedict.

Die chemische Erforschung der Naturfarbstoffe. Von Dr. E. Bergmann. II. Abhandlung. (Mit Nachtrag zur I. Abhandlung.)

Namen- und Sachverzeichnis. — Inhalt der Bände 31—36.

In siebenter Auflage erschien:

Lehrbuch der Physiologie des Menschen

Von

Professor Dr. med. **Rudolf Höber**

Mit 307 Abbildungen. VIII, 628 Seiten. 1934. Gebunden RM 19.60

Aus den Besprechungen der 6. Auflage:

Das Lehrbuch von Höber ist in allen Händen und erfreut sich mit vollem Recht der größten Beliebtheit. Die Tatsache, daß in elf Jahren sechs Auflagen erschienen sind, empfiehlt das vorzügliche Buch von selbst. Das Buch ist stets in jeder Auflage vollkommen modern, es nimmt immer auf die neuesten Probleme Rücksicht und bleibt doch in klarer Kritik dem Leser ein stets besonnener, überlegender und überlegener Führer. Der fesselnde Stil des Buches macht das Lesen und Lernen zu einem Vergnügen. So kann auch die neue Auflage dem Studierenden wie dem Arzt nur auf das allerwärmste empfohlen werden.

„Wiener klinische Wochenschrift“

Arbeiten auf dem Gebiete der chemischen Physiologie.

Begonnen von weil. Dr. **Franz Tangl**. Fortgesetzt von weil. Professor Dr. **Paul Hârl**.

Neunzehntes Heft (Neue Folge, Vierzehntes Heft.) Mit 1 Bildnis, 23 Abbildungen und 61 Tabellen. IX, 233 Seiten. 1934. RM 14.80

In diesem Heft sind Arbeiten aus dem Laboratorium Professor Hârls gesammelt worden, die bisher in der „Biochemischen Zeitschrift“ im Laufe der Jahre 1932/34 veröffentlicht wurden.

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN
UND J. F. BERGMANN IN MÜNCHEN

Hierzu zwei Beilagen vom Verlag Julius Springer in Berlin und Wien.

Verlag von Julius Springer in Berlin. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G., Würzburg.
Printed in Germany.